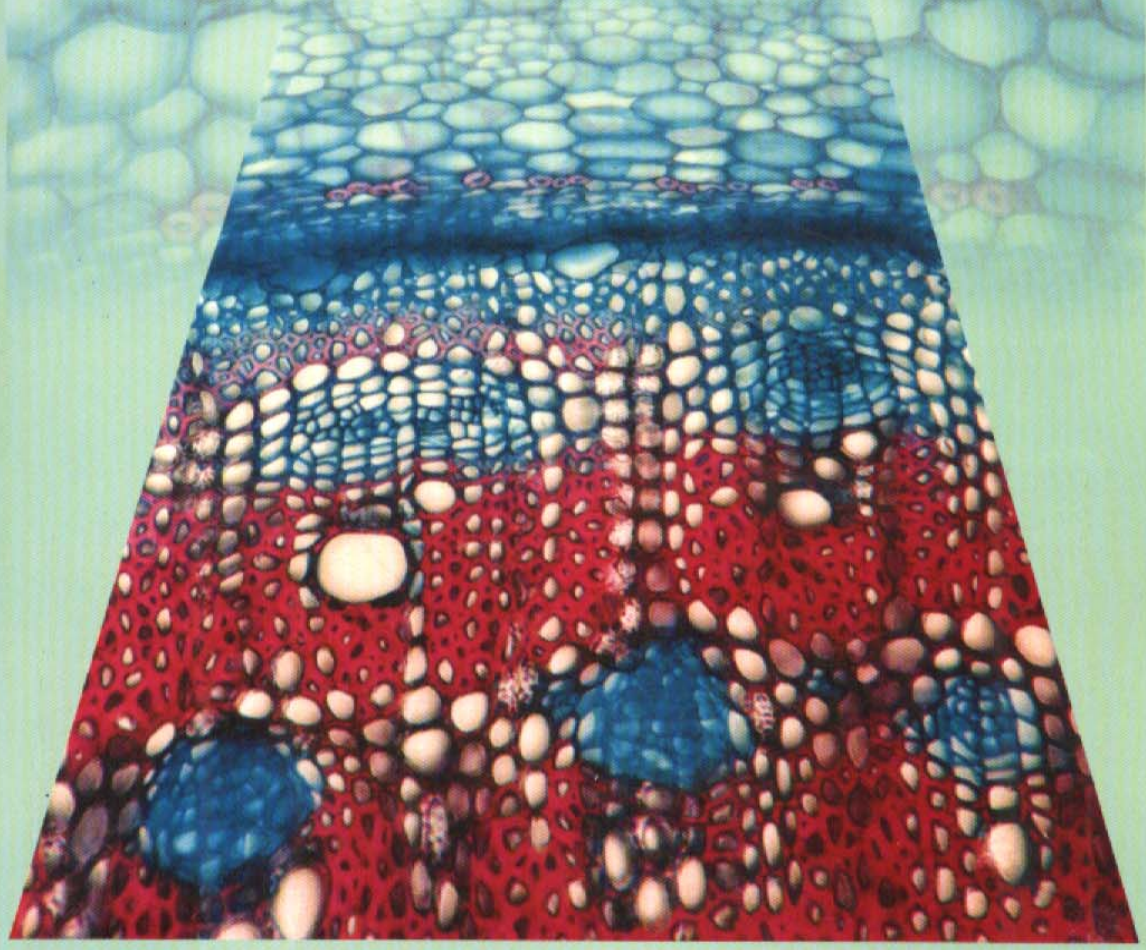
ANATOMIA VEGETAL

2ª edição revista e atualizada



editoras

Beatriz Appezzato-da-Glória

Sandra Maria Carmello-Guerreiro

EDITORA UFV

Beatriz Appezzato-da-Glória
Sandra Maria Carmello-Guerreiro
(Editoras)

Figuras em alta resolução - ver CD

Anatomia Vegetal

2ª edição revista e atualizada

EDITORA
UFV
Universidade Federal de Viçosa
2006

© 2003 by Beatriz Appezzato-da-Glória e Sandra Maria Carmello-Guerreiro

1ª edição: 2003
1ª reimpressão: 2004
2ª edição: 2006

Todos os direitos reservados. Nenhuma parte desta publicação pode ser reproduzida sem a autorização escrita e prévia das detentoras do *copyright*.

Impresso no Brasil

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e Classificação da Biblioteca Central da UFV

A535
2006

Anatomia vegetal / Beatriz Appezzato-da-Glória, Sandra Maria Carmello-Guerreiro (editoras). – 2. ed. atual.
– Viçosa : Ed. UFV, 2006.

438p. : il. ; 27 cm. + 1 CD-ROM

Inclui bibliografia.

ISBN: 85-7269-240-1

1. Plantas - Anatomia. 2. Células e tecidos vegetais. 3. Fisiologia vegetal. 4. Xilema. 5. Floema. I. Glória, Beatriz Appezzato da. II. Guerreiro, Sandra Maria Carmello

CDD 20.ed. 581.4

Capa

Layout: Miro Saraiva
Foto: Maria das Graças Sajo e Neuza Maria de Castro

Revisão lingüística: Ângelo José de Carvalho

Diagramação e editoração eletrônica: José Roberto da Silva Lana e Miro Saraiva

Fotolito, impressão e acabamento: Suprema Gráfica e Editora Ltda.

Editora UFV
Edifício Francisco São José, s/n
Universidade Federal de Viçosa
36570-000 Viçosa, MG, Brasil
Tel. (0xx31) 3899-2220
Fax (0xx31) 3899-2143
E-mail: editora@ufv.br
Livraria Virtual: www.livraria.ufv.br

Pedidos

Tels. (0xx31) 3899-2234/1517
Fax (0xx31) 3899-2143
E-mail: editora@ufv.br
Livraria Virtual: www.livraria.ufv.br

Sumário

SEÇÃO I. DO EMBRIÃO À PLANTA ADULTA 19

CAPÍTULO 1. ORGANIZAÇÃO INTERNA DO CORPO VEGETAL 21

Leitura complementar 28

SEÇÃO II. CÉLULAS E TECIDOS VEGETAIS 29

CAPÍTULO 2. A CÉLULA VEGETAL 31

Características da célula vegetal 32
Parede celular 32
Membrana plasmática 37
Citoplasma 38
Vacúolo 39
Plastídios 41
Microcorpos 44
Citoesqueleto 46
Complexo de Golgi 48
Mitocôndrias 49
Ribossomos 51
Retículo endoplasmático 51
Núcleo 52
Leitura complementar 54

CAPÍTULO 3. EPIDERME 87

Origem 87
Função 88
Características das células epidérmicas 88
Parede celular 89
Estômatos 90
Classificação dos estômatos 91
Distribuição dos estômatos nos órgãos vegetais 92
Mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos 93
Apêndices epidérmicos 93
Tricomas tectores (não-glandulares) 94
Tricomas glandulares 94
Células especializadas da epiderme 95
Leitura complementar 96

CAPÍTULO 4. PARÊNQUIMA, COLÊNQUIMA E ESCLERÊNQUIMA 109
Parênquima 109
Considerações gerais, características e ocorrência 109
Parênquima de preenchimento 111
Parênquima clorofiliano ou clorênquima 111
Parênquima de reserva 112
Colênquima 114
Considerações gerais, características e ocorrência 114
Esclerênquima 115
Considerações gerais, características e ocorrência 115
Fibras 117
Esclereides 118
Leitura complementar 119

CAPÍTULO 5. XILEMA 129
Composição celular do xilema 130
Elementos traqueais 130
Células parenquimáticas 132
Fibras 133
Pontoações 134
Xilema primário 134
Proto e metaxilema 134
Xilema secundário 135
Anéis de crescimento 136
Cerne e alburno 137
Inclusões minerais do xilema secundário 137
Estruturas secretoras 138
Lenho estratificado 138
Lenho das gimnospermas e das angiospermas 138
Lenho de reação 139
Fatores que afetam o desenvolvimento do xilema secundário 140
Leitura complementar 141

CAPÍTULO 6. FLOEMA 155
Composição celular do floema 156
Elementos crivados 156
Células parenquimáticas associadas aos elementos crivados 158
Células parenquimáticas não-especializadas, fibras e esclereides 160

Floema primário e floema secundário 160
Floema primário 160
Floema secundário 161
Leitura complementar 162

Capítulo 7. Células e Tecidos Secretores 179

Hidatódios 182
Nectários 182
Hidropótios 184
Glândulas de sal 184
Estruturas que secretam mucilagem e, ou, goma 184
Glândulas digestivas 185
Tricomas urticantes 185
Estruturas que secretam compostos fenólicos 186
Estruturas que secretam material lipofílico 186
Laticíferos 187
Diversidade das estruturas secretoras em angiospermas 187
Leitura complementar 188

Capítulo 8. Câmbio 205

Origem 206
O câmbio na raiz 206
O câmbio no caule 206
Organização 208
Tipos celulares 208
Terminologia 211
Sazonalidade do câmbio 211
Leitura complementar 212

Capítulo 9. Periderme 237

Estrutura 238
Felogênio 238
Felema 238
Feloderme 239
Lenticelas 239
Desenvolvimento 240
Aspecto externo 242

Função e aplicação 244
Aspectos fisiológicos e ecológicos 244
Aspectos taxonômicos 246
Aspectos econômicos 246
Leitura complementar 248

SEÇÃO III. ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS 265

CAPÍTULO 10. RAIZ 267

Origem e formação dos tecidos 268
Meristema apical da raiz 268
Estrutura primária da raiz 269
Epiderme 269
Córtex 269
Cilindro vascular 270
Raízes laterais 271
Estrutura secundária da raiz 271
Variações no crescimento secundário 272
Raízes adventícias 272
Raízes gemíferas 273
Leitura complementar 273

CAPÍTULO 11. CAULE 283

Organização do meristema apical 283
Estrutura primária do caule 284
Epiderme 285
Córtex 285
Sistema vascular 285
Crescimento secundário em dicotiledôneas 288
Crescimento secundário não-usual, ou incomum, em dicotiledôneas 289
Crescimento secundário em monocotiledôneas 290
Leitura complementar 290

CAPÍTULO 12. FOLHA 303

Estrutura anatômica da folha 304
Pecíolo 304
Lâmina foliar 305
Ontogênese 308
Adaptações 308
Folhas de sol e sombra 310
Folhas de gimnospermas 310
Leitura complementar 311

SEÇÁO IV. ANATOMIA DOS ÓRGÃOS REPRODUTIVOS 327
CAPÍTULO 13. FLOR 329
Ciclo biológico 329
Estratégias evolutivas 330
Morfologia da flor 331
Ontogenia do androceu 334
Os estratos parietais 335
Androsporogênese (microsporogênese) 338
Androgametogênese (microgametogênese) 338
Esporoderme 340
Tubo polínico 342
Ginosporângio (megasporângio) 343
Desenvolvimento do ginosporângio 343
Natureza do nucelo 343
Tegumento 344
Ginosporogênese (megasporogênese) 345
Ginogametogênese (megagametogênese) 346
Fecundação 348
Endospermogênese 348
Embriogênese 351
O suspensor 352
O embrião 353
Leitura complementar 354

CAPÍTULO 14. FRUTO 375
Desenvolvimento do fruto 376
Regiões do pericarpo 377
Histologia do pericarpo 377
Epicarpo ou exocarpo 377
Mesocarpo 377
Endocarpo 378
Sistema vascular 378
Deiscência de frutos 378
Anatomia e classificação de frutos 379
Estrutura de frutos 380
Leitura complementar, 382

CAPÍTULO 15. SEMENTE 399
Desenvolvimento da semente de angiosperma 400
Óvulo (rudimento seminal) 400
Semente madura 401
Tipos de sementes 404
Envoltórios da semente 404
Tegumentos 405
Remanescentes do nucelo e perisperma 408
Endosperma 408
Embrião 409
Leitura complementar 412

GLOSSÁRIO 425

SEÇÃO I

Do Embrião à Planta Adulta

Esta seção constitui-se de um capítulo que aborda a organização do Corpo Vegetal desde a estrutura do embrião até a planta adulta, para se compreenderem a formação dos tecidos e o estabelecimento da sua continuidade. Para tal, foi utilizada como modelo a espécie Ricinus communis. No capítulo é apresentado um esquema sinóptico sobre a organização do corpo vegetal.

Capítulo 1

Organização Interna co Corpo Vegetal

Sandra Maria Carmello-Guerreiro[1]
Beatriz Appezzato-da-Glória[2]

A planta é uma entidade organizada, na qual o desenvolvimento segue um padrão definido, que lhe confere estrutura característica (Fig. 1.1). O desenvolvimento das plantas superiores inicia-se com a germinação das sementes, que contêm, no seu interior, o embrião (esporófito jovem) (Fig. 1.2 – A a C).

O embrião maduro consiste de um eixo axial (eixo hipocótilo-radicular), bipolar, provido de um ou mais cotilédones (Fig. 1.2 – C). A bipolaridade do eixo embrionário, ou seja, a presença de um pólo caulinar na sua extremidade superior e de um pólo radicular na extremidade inferior, está relacionada com uma das expressões da organização do corpo vegetal.

Cada um dos pólos apresenta o respectivo meristema apical, radicular ou caulinar (Fig. 1.2 – C). Os meristemas são constituídos de células que se dividem repetidamente. O meristema caulinar situado entre os dois cotilédones (nas Dicotiledôneas) é formado por uma plúmula rudimentar ou diferenciada (Fig. 1.2 – C). O eixo situado abaixo dos cotilédones denomina-se hipocótilo. Na extremidade inferior do hipocótilo encontra-se a radícula. Em muitas plantas, a extremidade inferior do eixo consiste de um meristema apical recoberto por uma coifa. Quando a radícula não é distinta do embrião, o eixo embrionário abaixo dos cotilédones é denominado hipocótilo-radicular (Fig. 1.2 – C .

As primeiras fases do desenvolvimento até o estabelecimento da estrutura primária são ilustradas, utilizando como modelo a mamona *(Ricinus communis)* (Fig. 1.3 – B).

[1] Departamento de Botânica, IB, UNICAMR Cx. Postal 6109. 13083-970 Campinas, SR
[2] Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ/USR Cx. Postal 09. 13418-900 Piracicaba, SR

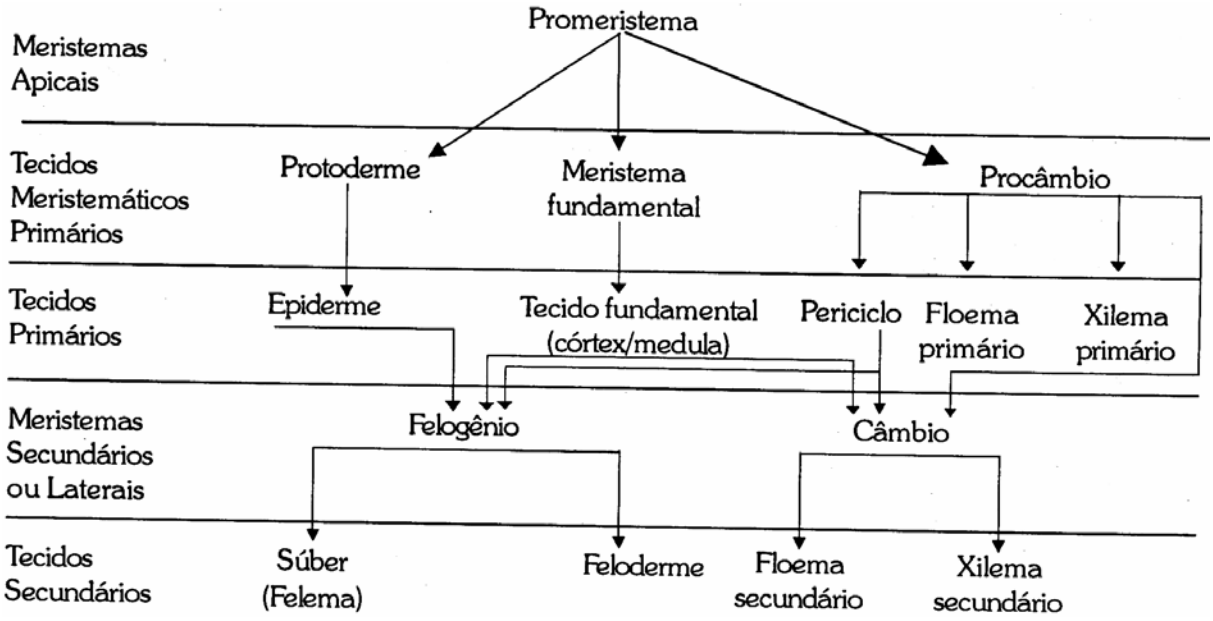
Durante a germinação da semente de mamona, o pólo radicular é o primeiro a ser ativado, levando à formação da raiz primária. O hipocótilo alonga-se elevando os cotilédones acima do solo (germinação epígea). Entre os cotilédones encontra-se a plúmula, que origina o epicótilo. O desenvolvimento da plântula prossegue por meio da atividade dos meristemas apical caulinar e radicular (Fig. 1.2 - C).

O meristema apical do caule (Fig. 1.2 - C), cuja descrição será tratada com detalhe no Capítulo 11, caracteriza-se por apresentar um promeristema contendo células meristemáticas iniciais e suas derivadas imediatas (que não se diferenciam) e uma porção inferior formada pela atividade dessas células, representada pêlos tecidos meristemáticos primários: protoderme, meristema fundamental e procâmbio. À medida que o crescimento prossegue, as regiões mais afastadas do promeristema tornam-se progressivamente mais diferenciadas, ou seja, a protoderme organiza a epiderme, o meristema fundamental forma os tecidos parenquimáticos, colenquimáticos e esclerenquimáticos e o procâmbio origina floema e xilema primários. Portanto, a atividade dos tecidos meristemáticos primários resulta na estrutura primária.

A estrutura primária do caule (Fig. 1.3 - D) consiste na organização dos tecidos primários: epiderme, córtex e sistema vascular. Os primórdios foliares formados pela atividade da região periférica do meristema apical caulinar também apresentam os tecidos meristemáticos primários. A estrutura primária foliar (Fig. 1.3 - A) resulta do desenvolvimento desses primórdios foliares (ver Capítulo 12).

No ápice radicular, a zona meristemática constitui um conjunto de células iniciais protegidas pela coifa. Segue-se a zona de alongamento celular composta pêlos tecidos meristemáticos primários: protoderme, meristema fundamental e procâmbio, que darão origem à epiderme, ao córtex e ao cilindro central, respectivamente, constituindo a estrutura primária característica da zona pilífera da raiz (Fig. 1.3 - C).

Os meristemas apicais das raízes e caules produzem células cujas derivadas se diferenciam em novas partes desses órgãos. Esse tipo de crescimento é primário, ou seja, constitui a estrutura primária, conforme esquema a seguir.



A maioria das espécies de monocotiledôneas e umas poucas dicotiledôneas herbáceas completam seu ciclo de vida apenas com o corpo primário. Porém, a maioria das dicotiledôneas e *as* gimnospermas apresentam crescimento adicional em espessura. O crescimento em espessura, no vegetal, é decorrente da atividade do câmbio, sendo denominado crescimento secundário. Geralmente, o crescimento secundário condiciona a formação de uma periderme às expensas do felogênio. Câmbio e felogênio são denominados meristemas laterais (ver esquema) em virtude de sua posição paralela à superfície do caule e da raiz.

Uma vez que a estrutura primária dos órgãos vegetativos (raiz, caule e folha) é constituída basicamente dos mesmos tecidos primários, ela forma uma continuidade no sistema de revestimento, fundamental e de condução. Com base nesta continuidade topográfica, Sachs, já em 1875, estabeleceu os três sistemas de tecidos: dérmico, fundamental e vascular.

No corpo vegetal, os vários sistemas de tecido distribuem-se, segundo padrões característicos, de acordo com o órgão considerado, o grupo vegetal, ou ambos. Basicamente, os padrões se assemelham no seguinte: o sistema vascular é envolvido pelo sistema fundamental e o sistema dérmico reveste a planta. As principais variações de padrão dependem da distribuição relativa do sistema vascular no sistema fundamental (Fig. 1.4).

Entre os dois níveis, o do caule e o da raiz, há uma conexão ligando o sistema vascular cilíndrico desta e do hipocótilo. Acompanhando esta conexão de nível em nível, a começar, por exemplo, da raiz, a estrutura desta muda gradativamente em estrutura caulinar (Fig. 1.5).

Outro aspecto da diferenciação do sistema vascular envolve a maturação dos elementos do xilema primário. Na raiz, os primeiros elementos traqueais diferenciados (protoxilema) ocorrem nas posições periféricas do cilindro vascular (Fig. 1.6 - A). A direção de maturação dos elementos traqueais é centrípeta e o xilema é denominado exarco. No caule, os primeiros elementos diferenciados do xilema estão mais distantes da periferia (Fig. 1.6 - C), e os elementos subseqüentes do xilema amadurecem em direção centrífuga, sendo o xilema denominado endarco.

A região da plântula em que o sistema radicular e o caulinar estão ligados e os pormenores estruturais mudam de nível em relação às diferenças entre os dois sistemas é denominada região de transição vascular. (Fig. 1.6 - B).

A mudança gradativa de caráter dos padrões histológicos dos níveis sucessivos parece indicar a ocorrência de gradientes de diferenciação, ou seja, que as influências graduais procedentes dos pólos radicular e caulinar sejam responsáveis pelo desenvolvimento desse determinado padrão.

Diferentemente dos animais, as plantas apresentam crescimento aberto, resultante da presença de tecidos embrionários - os meristemas -, nos quais novas células são formadas, enquanto outras partes da planta atingem a maturidade.

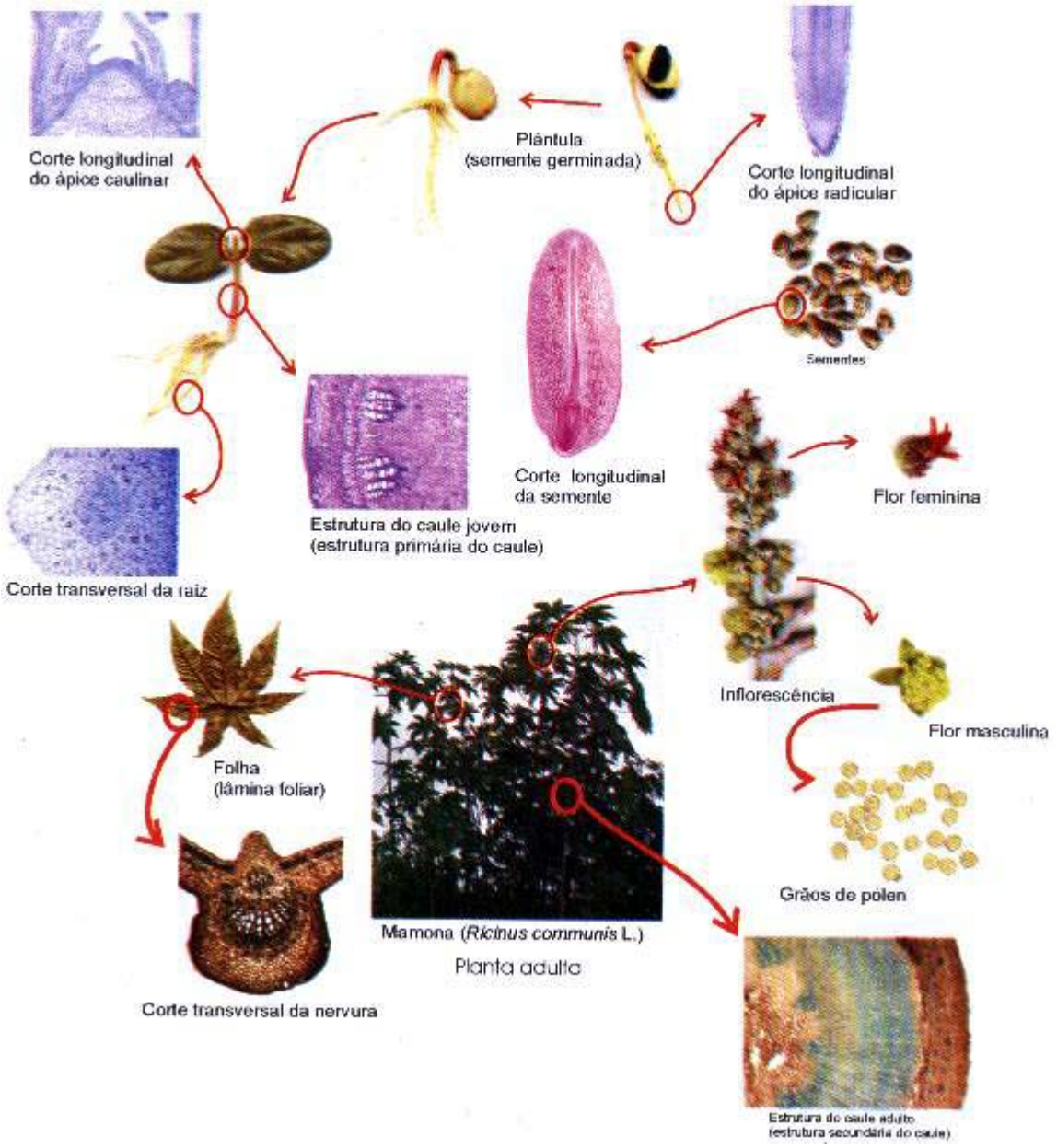
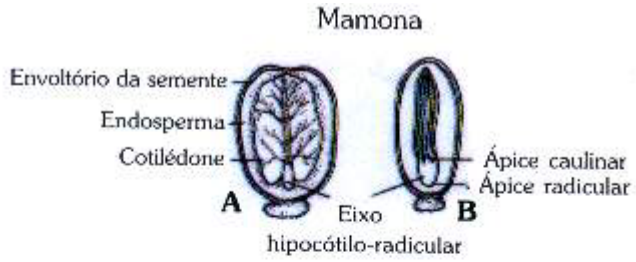


Figura 1.1 – Morfologia e anatomia de estádios sucessivos de desenvolvimento de mamona (*Ricinus communis*). (Fotos e trabalho de imagem: Marcelo Carnier Dornelas).



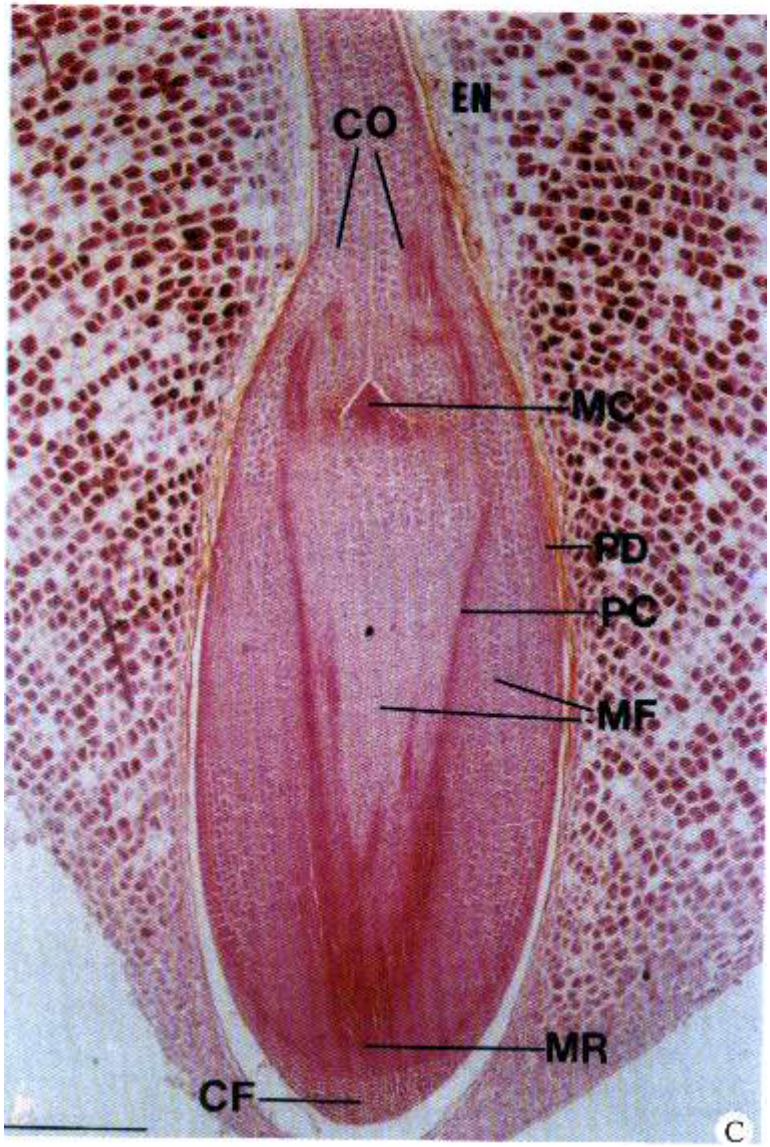


Figura 1.2 – Seções longitudinais da semente de mamona. A e B – Visão geral em dois planos distintos. C – Detalhe do embrião maduro (esporófito jovem). EN = endosperma; CO = cotilédone; MC = meristema apical caulinar; PD = protoderme; PC = procâmbio; MF = meristema fundamental; MR = meristema apical radicular; CF – coifa. Barra = 200 μm.

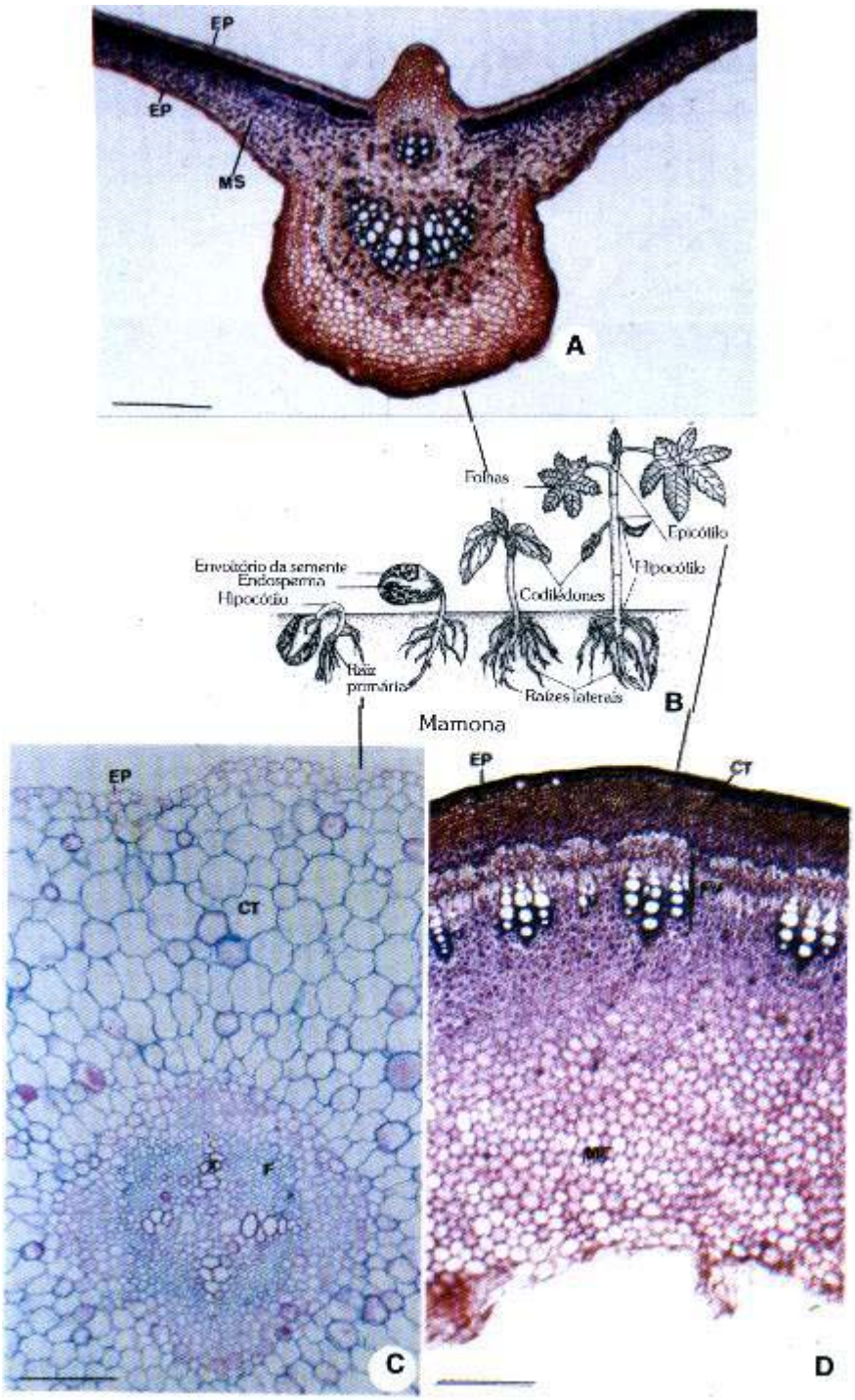


Figura 1.3 – Detalhes da morfologia e anatomia das diferentes fases de desenvolvimento de *Ricinus communis* em estrutura primária. A – Seção transversal da folha na região da nervura mediana. B – Diferentes fases do desenvolvimento morfológico da planta. C – Seção transversal da raiz em estrutura primária. D – Seção transversal do caule em estrutura primária. EP = epiderme; MS = mesofilo; CT = córtex; X = xilema; F = floema; FV = feixe vascular; ME = medula. Barra = 600 μm, 250 μm e 250 μm, respectivamente.

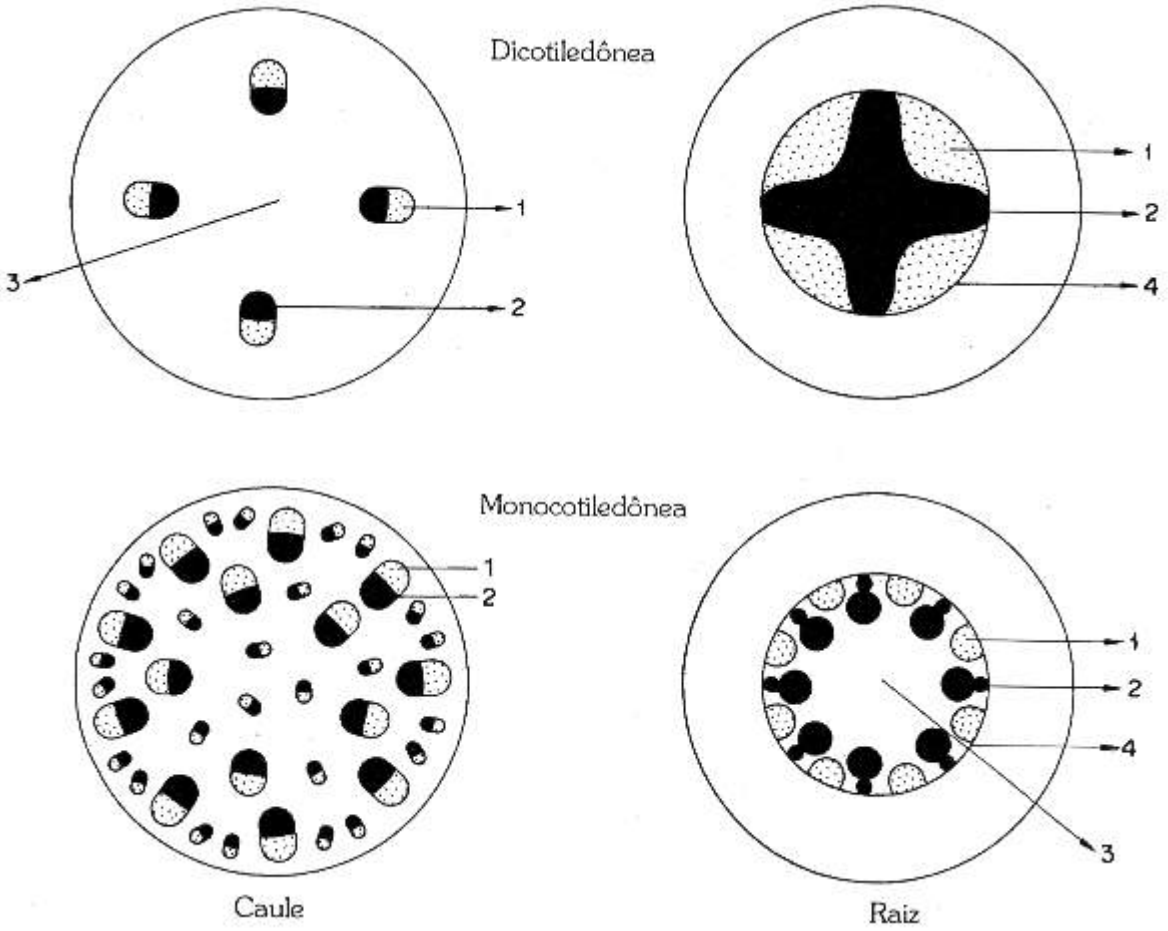


Figura 1.4 – Representação esquemática do cilindro central. No caule, o floema (1) e o xilema (2) estão juntos formando feixes; na raiz, estão alternados formando cordões. Nas dicotiledôneas, o caule possui os feixes vasculares organizados em um ou mais cilindros; a raiz, via de regra, não apresenta medula. Nas monocotiledôneas, o caule possui os feixes vasculares desorganizados; a raiz apresenta medula (3). O periciclo (4) delimita externamente o cilindro vascular.

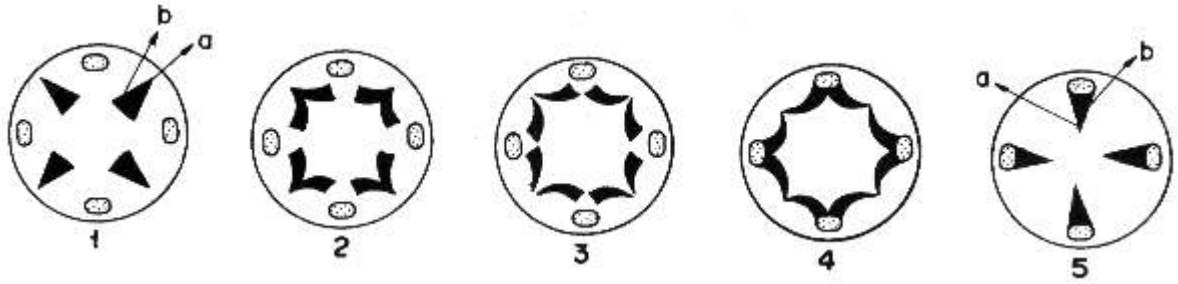
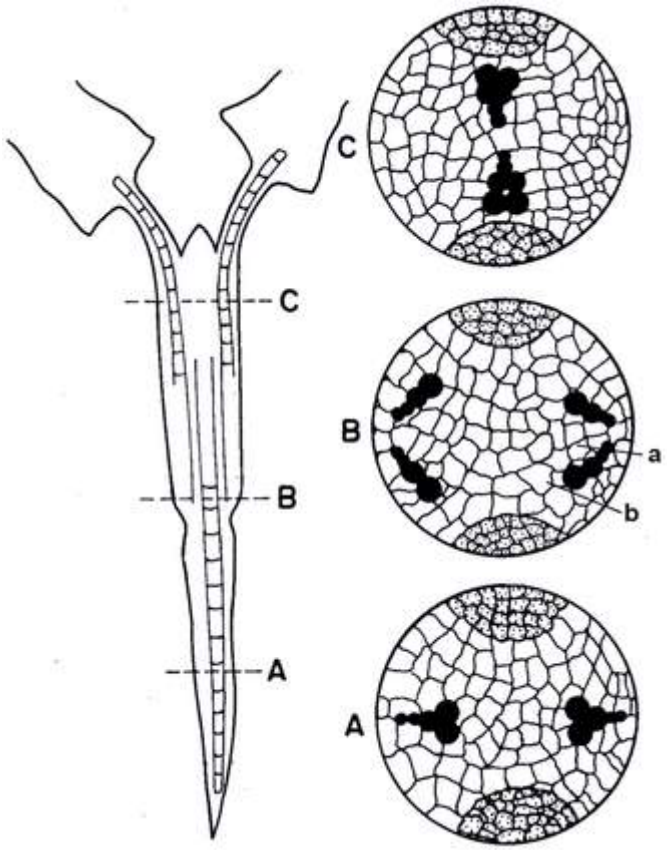


Figura 1.5 – Diagrama de um dos tipos de transição vascular: 1. Estrutura alternada com um dos tipos de raiz tetrarca. 2. Os cordões de xilema (▼) se dividem. 3 e 4. Os cordões de xilema separados sofrem torção de 180 graus em direção ao floema (◍), que não se separa. 5. Estrutura em feixes colaterais de um caule. Observa-se que a posição do protoxilema (a) e do metaxilema (b) em 1 é invertida em 5. Em 1, a maturação é centrípeta; em 5, centrífuga.



Fonte: adaptado de Gola et al., 1951.

Figura 1.6 – Esquema da passagem da estrutura alterna da raiz (A) para a estrutura superposta (feixe colateral) do caule (C), segunda a teoria da curvatura dos elementos traqueais do xilema. B representa a zona de transição. As seções A, B e C foram feitas nos níveis indicados na plântula da esquerda. a – protoxilema; b – metaxilema.

Leitura Complementar

GOLA, G.; NEGRI, G.; CAPPELLETTI, C. 1951. Trattato di Botânica. Ed. Toninese. 1199 p.

SEÇÃO II

Células e Tecidos Vegetais

Esta seção é composta de oito capítulos e tem como finalidade apresentar a diversidade das células e tecidos presentes nos vegetais. O Capítulo 2, referente à célula vegetal, apresenta análise aprofundada do tema, dada a sua importância na compreensão dos fenômenos de diferenciação celular e da morfogênese dos tecidos e órgãos. Também porque, em geral, esse tema é abordado sem a devida ênfase nos livros de citologia e de anatomia disponíveis. Os demais capítulos descrevem os diferentes tecidos, enfatizando a origem, composição e função no corpo vegetal.

Capítulo 2

A Célula Vegetal

Jane Elisabeth Kraus[1]
Ricardo Pereira Louro[2]
Maria Emília Maranhão Estelita[1]
Marcos Arduin[3]

O termo célula (do latim *cellula,* pequena cela) foi designado em 1665 pelo físico inglês Robert Hooke, inventor do microscópio, que, ao analisar a estrutura da cortiça, considerou-a semelhante às celas ou clausuras dos conventos. As células são consideradas as unidades estruturais e funcionais que constituem os organismos vivos. Nehemiah Grew, em 1671, descreveu os tecidos vegetais no livro *Anatomia Vegetalium Inchoata,* traduzido para o francês em 1675 e, em 1682, o resumiu em inglês, com o título *The Anatomy of Plants*. Em 1831, Robert Brown descobriu o núcleo em células epidérmicas de orquídea. Poucos anos depois, em 1838, o botânico Matthias Schleiden, a partir de suas observações, afirmou que todos os tecidos vegetais eram formados por células. Um ano depois, o zoólogo Theodor Swann ampliou a observação de Schleiden para os animais, propondo a base da Teoria Celular, pela qual todos os organismos vivos seriam formados por células. Já no século XX, na década de 40, as observações feitas em cromossomos de sementes de milho pela geneticista Barbara McClintock levaram à descoberta dos elementos de transposição, ampliando os conceitos para os estudos genéticos e possibilitando os avanços da engenharia genética vegetal. Assim, o conhecimento da célula vegetal tem possibilitado grandes avanços na história da Biologia.

[1] Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, USP, Cx.Postal 11461. 05508-900 São Paulo, SP
[2] Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, UFRJ. 21941-590 Rio de Janeiro, RJ
[3] Departamento de Botânica, UFSCar, Cx. Postal 676. 13565-905 São Carlos, SR

Características da Célula Vegetal

No presente capítulo, serão descritas as características da célula eucariótica vegetal, especificamente das Plantae.

A célula vegetal (Fig. 2.1) é semelhante à célula animal, ou seja, muitas estruturas são comuns a ambas, existindo, entretanto, algumas que são peculiares à primeira. A parede da célula vegetal envolve a membrana plasmática, que circunda o citoplasma, no qual está contido o núcleo. No citoplasma estão presentes organelas, como vacúolo, plastídio, mitocôndria, microcorpo, complexo de Golgi e retículo endoplasmático, bem como o citoesqueleto e os ribossomos. São consideradas características típicas da célula vegetal: a parede celular, os vacúolos e os plastídios.

Ao conjunto de membranas que incluem o retículo endoplasmático, a membrana do vacúolo, o complexo de Golgi e o envoltório nuclear denomina-se sistema de endomembranas. Na célula, as estruturas membranosas apresentam-se como um sistema contínuo.

Parede celular

Uma das mais significativas características da célula vegetal é a presença da parede, que envolve externamente a membrana plasmática e o conteúdo celular (Figs. 2.1 e 2.2). Células sem paredes são raras e ocorrem, por exemplo, durante a formação do endosperma de algumas angiospermas e de embriões de gimnospermas.

Estrutura e composição da parede celular

A estrutura fundamental da parede celular é formada por microfibrilas de celulose, imersas em uma matriz contendo polissacarídeos não-celulósicos: hemiceluloses e pectinas (Fig. 2.3). A microfibrila de celulose é uma estrutura filamentosa que tem cerca de 10 a 25 nm de diâmetro e comprimento indeterminado; é composta de 30 a 100 moléculas de celulose, que se unem paralelamente por meio de pontes de hidrogênio. Nas microfibrilas, em certas porções, as moléculas de celulose mostram um arranjo ordenado (estrutura micelar), que é responsável por sua propriedade cristalina e birrefringência (Fig. 2.4). Muitas outras substâncias, orgânicas e inorgânicas, são encontradas nas paredes celulares em quantidades variáveis, dependendo do tipo de parede. Entre as substâncias orgânicas destacam-se a lignina, proteínas e lipídios. Como substâncias protéicas importantes tem-se a extensina, que dá rigidez à parede, e a α-expansina, que atua na expansão irreversível da parede, ou por quebra das pontes de hidrogênio entre as hemiceluloses e as microfibrilas de celulose ou, como parece mais provável, pela desestabilização das interações dos glicanos-glicanos. São também comuns as enzimas peroxidases, fosfatases, endoglucanases, xiloglucano-endotransglicosilases e pectinases. Substâncias lipídicas como suberina, cutina e ceras tornam a parede celular impermeável à água. Dentre as substâncias inorgânicas podem ser citadas a sílica e os cristais.

A parede celular forma-se externamente à membrana plasmática. As primeiras camadas formadas constituem a parede primária (PM), onde a deposição das microfibrilas ocorre por intussuscepção, ou seja, por arranjo entrelaçado (Fig. 2.5 – A). Entre as paredes primárias de duas células contíguas está presente a lamela média, ou mediana (LM) (Fig. 2.5 – A). Em muitas células, a parede primária é a única que permanece. Em outras, internamente à parede primária ocorre a deposição de camadas adicionais, que constituem a parede secundária. Nesta parede, as microfibrilas são depositadas por aposição, ou seja, por arranjo ordenado. A primeira, segunda e terceira camadas da parede secundária são designadas S_1, S_2 e S_3, respectivamente, sendo delimitadas pela mudança de orientação da deposição, que varia nas diferentes camadas (Fig. 2.5 B). A última camada (S_3) pode faltar. Na parede de muitas células, em conseqüência da diferença do arranjo das microfibrilas nas sucessivas deposições em camadas, pode ser vista a lamelação (Fig. 2.5). Durante a deposição da parede secundária inicia-se a lignificação. No caso de células mortas, a parede secundária delimita o lume celular.

A *parede* primária geralmente é depositada de forma homogênea, mas pode apresentar regiões mais espessadas do que outras, como ocorre nas células do colênquima. A parede secundária, por sua vez, pode ser descontínua, como verificado nos elementos traqueais, sendo depositada em forma de anel, espiral, escada e rede.

As paredes diferem em espessura, composição e propriedades físicas nas diferentes células. A união entre duas células adjacentes é efetuada através da lamela mediana, que freqüentemente se apresenta delgada (Figs. 2.7 a 2.10) e tem natureza péctica. A parede primária é mais espessada que a lamela média (Figs. 2.9 e 2.10) e geralmente se mostra bem mais fina em comparação à parede secundária (Fig. 2.6). A parede primária possui alto teor de água, cerca de 65%, e o restante, que corresponde à matéria seca, é composto de 90% de polissacarídeos (30% de celulose, 30% de hemicelulose e 30% de pectina) e 10% de proteínas (expansina, extensina e outras glicoproteínas). Impregnações e, ou, depósitos de cutina, suberina e ceras podem estar presentes na parede primária de algumas células. A *parede* secundária possui um teor de água reduzido, devido à deposição de lignina, que é um polímero hidrofóbico. A matéria seca é constituída de 65 a 85% de polissacarídeos (50 a 80% de celulose e 5 a 30% de hemicelulose) *e 15 a* 35% de lignina. A celulose é o maior componente da parede secundária, estando aparentemente ausentes as pectinas e glicoproteínas. Embora o processo de lignificação esteja associado à parede secundária, ele geralmente se inicia na lamela média e parede primária (Fig. 2.8), de modo que estas também podem conter lignina quando da formação da parede secundária.

Campo de pontoação *e* pontoação da parede celular

Durante a formação da parede primária, em algumas das suas porções ocorre menor deposição de microfibrilas de celulose, formando pequenas depressões denominadas campos de pontoação ou campos de pontoação primária (Figs. *2.11 a* 2.13). Em microscopia eletrônica de transmissão, nos campos de pontoação geralmente são visualizados canalículos de 30 a 60 nm de diâmetro, que atravessam as paredes primárias e a lamela mediana de células adjacentes, permitindo a intercomunicação celular. O canalículo é revestido pela

membrana plasmática, e por ele passa uma projeção do retículo endoplasmático liso, o desmotúbulo. Todo este conjunto constitui o plasmodesmo (Fig. 2.15). Ocorre, assim, comunicação entre as células adjacentes, ou seja, há continuidade da membrana plasmática e do citoplasma de uma célula para outra. Os campos de pontoação podem ser encontrados em qualquer célula viva e contêm vários plasmodesmos como em epiderme de folhas e frutos (Fig. 2.11) e no endosperma (Fig. 2.13). *Os* plasmodesmos podem também ocorrer de forma esparsa, sem se reunirem em campos de pontoação.

Geralmente, onde está presente o campo de pontoação, nenhum material de parede é depositado durante a formação da parede secundária, originando a pontoação (Fig. 2.14). Diferentes tipos de pontoações podem ser formados em conseqüência da deposição diferencial da parede secundária sobre a primária. São comuns dois tipos: pontoação simples e pontoação areolada.

Na pontoação simples ocorre apenas uma interrupção da parede secundária. O espaço em que a parede primária não *é* recoberta pela secundária constitui a cavidade da pontoação. Numa célula cuja parede secundária é muito espessada, forma-se o canal da pontoação. Este último tipo de pontoação ocorre em muitas esclereídes (Fig. 2.14). Nas paredes de duas células adjacentes podem existir pontoações que se correspondam e constituam um par de pontoações. Entre o par de pontoações, a porção da parede primária de cada uma das células adjacentes juntamente com a lamela média localizada próximo das cavidades do par de pontoações constituem a membrana da pontoação (Fig. 2.16 - A, A'). Um ou mais pares de pontoações simples ocorrem em células parenquimáticas adjacentes, quando estas apresentam paredes primária e secundária.

A pontoação areolada recebe este nome porque em vista frontal *parece* com uma aréola. Consiste em uma saliência de contorno circular semelhante a uma calota com abertura central, a abertura da aréola (poro) (Fig. 2.16 - B). A aréola é formada pela parede secundária, que se arqueia sobre a parede primária, delimitando internamente a câmara de pontoação (Fig. 2.16 - B'). No par de pontoações areoladas também se observa a membrana da pontoação, onde há remoção de parte do material da parede primária. Pontoações areoladas com as características descritas anteriormente são encontradas, por exemplo, nos elementos de vaso. Nas paredes das traqueídes das coníferas e algumas angiospermas primitivas ocorre, na membrana da pontoação areolada, espessamento da parede primária, chamado de toro (do latim *torus).* O restante da membrana em volta do toro é denominado margem (do latim *margo)* (Fig. 2.16 - C, C').

Uma mesma célula pode apresentar mais de um tipo de pontoação com tamanho e disposição diferentes, dependendo do tipo de célula com a qual estabelece contato. Células adjacentes podem apresentar um par de pontoações semelhantes ou um par de pontoações diferentes. Por exemplo, quando um elemento de vaso portando pontoações areoladas estiver contíguo a outro, ocorrem pares de pontoações areoladas; quando estiver contíguo a outro tipo de célula, como uma célula do parênquima, estão presentes pares de pontoações semi-areoladas. Assim, do lado do elemento de vaso, a pontoação é areolada; do lado da célula parenquimática, simples (Fig. 2.16 - D, D').

Crescimento da parede celular

A parede é formada nos primeiros estágios do desenvolvimento da célula. A síntese das microfibrilas de celulose é realizada por complexos enzimáticos celulose-sintase, com formato de rosetas, situados na membrana plasmática. Cada roseta é constituída por seis partículas dispostas ao redor de um grânulo central, *e é* responsável pela extrusão de uma microfibrila de celulose (Fig. 2.17). Para a síntese das microfibrilas são necessárias condições especiais no citoplasma, como baixo teor de íons de cálcio, alto teor de íons de magnésio, pH 7,2 e presença da glicose uridinadifosfato (GUDP), precursora da celulose. Na região externa à membrana plasmática onde a parede está sendo formada, o teor de cálcio é alto, o de magnésio, baixo, e o pH é 5,5, estando ausentes moléculas de GUDR Nesse processo estão envolvidos os microtúbulos corticais, que se dispõem sob a membrana plasmática, perpendicularmente à direção do alongamento celular, direcionando as microfibrilas de celulose que estão sendo formadas.

Os outros polissacarídeos não-celulósicos, como hemiceluloses e pectinas, e os das glicoproteínas são sintetizados nas cisternas do Golgi, as quais, posteriormente, são secretadas por vesículas derivadas da rede *trans*-Golgi, que se fundem com a membrana plasmática, descarregando seu conteúdo na parede em formação.

As reações que levam à formação dos precursores da lignina não estão bem esclarecidas, tendo sido mais estudadas em gimnospermas. Os precursores da lignina, monolignóis, álcoois aromáticos glicosilados, ou não, parecem ser armazenados no vacúolo *e* durante a lignificação saem destes, sendo excretados pela membrana plasmática. A presença de glicosidases e de enzimas oxidativas, como lacases, na parede, indica que ambas estão envolvidas na formação de radicais livres, que se polimerizam, dando origem à lignina.

A cutina e a suberina são os principais lipídios que entram estruturalmente na parede celular. A cutina pode impregnar a parede da célula ou depositar-se como camada sobre a própria parede, constituindo a cutícula das células epidérmicas, geralmente de folhas e caules. As ceras podem estar presentes nas camadas da parede ou na própria cutícula e, também, sobre esta última, como ceras epicuticulares. A suberina impregna as paredes das células da periderme, bem como as de outros tipos celulares. Em células da endoderme, as estrias de Caspary correspondem à porção da parede impregnada, principalmente por suberina, e que se dispõe como fita nas paredes transversais e radiais da célula.

Formação da parede celular

A formação da parede (Fig. 2.18) inicia-se pelo aparecimento da placa celular na telófase da divisão da célula-mãe. Nesta, os microtúbulos estão dispostos perifericamente (Fig. 2.18 - A). Entretanto, antes da prófase, ocorre o aparecimento da banda da pré-prófase, formada por microtúbulos na região equatorial da célula-mãe (Fig. 2.18 - B). Esta banda desaparece nas etapas subseqüentes da divisão celular, ou seja, não está presente na metáfase, anáfase, telófase e citocinese (Fig. 2.19 - A a D), mas tem papel importante na formação da placa celular (Fig. 2.18 - C e D).

Durante a telófase, na região equatorial da célula-mãe, forma-se o fragmoplasto. Este é constituído por dois grupos de microtúbulos que estão orientados perpendicularmente ao plano de divisão desta célula (Fig. 2.18 - C). Onde as terminações dos microtúbulos se sobrepõem, são acumuladas as vesículas de secreção provenientes da rede *trans*-Golgi, contendo polissacarídeos não-celulósicos (pectinas e, ou, hemicelulose). Estas vesículas fundem-se constituindo a placa celular (Fig. 2.18 - C), que aumenta de tamanho centrifugamente (de dentro para fora) até atingir a parede da célula-mãe, dividindo-a em duas partes (Fig. 2.18 - D), exatamente na região onde se formara a banda da pré-prófase. Durante a formação da placa celular, porções do retículo endoplasmático permanecem na região equatorial da célula em divisão; estas porções serão os desmotúbulos dos plasmodesmos.

À medida que a placa celular aumenta de tamanho no sentido radial, os microtúbulos e as vesículas restantes são encontrados apenas perifericamente, indicando que os microtúbulos do fragmoplasto atuam no direcionamento das vesículas. Durante esse processo, as vesículas coalescem, liberando as substâncias constituintes da placa celular. A partir da união do revestimento das vesículas, que é de natureza lipoprotéica, origina-se a membrana plasmática de cada uma das futuras células-filhas. Seqüencialmente, há deposição de novos polissacarídeos de parede, dando origem às paredes primárias nas duas células-filhas junto à placa celular. Ocorre ainda deposição na antiga parede primária da célula-mãe (Fig. 2.18 - E). Desse modo, cada célula-filha fica com a sua parede primária completa. Nesse processo estão envolvidos os microtúbulos corticais, que se dispõem para dentro da membrana plasmática, direcionando as novas microfibrilas de celulose formadas.

O material derivado da placa celular torna-se a lamela mediana da nova parede. A lamela mediana estabelece-se entre as duas paredes primárias recém-formadas das células-filhas (Fig. 2.18 - E). Em microscopia eletrônica de transmissão, esta lamela mostra-se como uma região mais eletrondensa que as das paredes primárias adjacentes e é freqüentemente mais espessada nas extremidades, indicando que sua diferenciação ocorre de fora para dentro. Durante o crescimento das células-filhas (Fig. 2.18 - F), a parede da célula-mãe é eliminada e as novas microfibrilas de celulose são orientadas pêlos microtúbulos, dispostos perpendicularmente na direção do alongamento celular. No caso de essas células formarem parede secundária, esta aparecerá posteriormente e internamente à parede primária.

Função da parede celular

A parede celular é uma estrutura permeável à água e a várias substâncias. Durante muito tempo foi considerada uma estrutura inerte, morta, cuja única função era conter o protoplasto, conferindo forma e rigidez à célula. Atualmente sabe-se que a parede celular desempenha também outras funções, como prevenir a ruptura da membrana plasmática 3ela entrada de água na célula, ser portadora de enzimas relacionadas a vários processos metabólicos e atuar na defesa contra bactérias e fungos, levando à produção, por exemplo, de fitoalexinas. A ruptura da parede possibilita a formação de fragmentos de carboidratos, as oligossacarinas, eliciadoras de processos como os envolvidos na produção de fitoalexinas. A parede celular é, desse modo, parte dinâmica da célula vegetal e passa por modificações durante o crescimento e desenvolvimento desta célula.

Membrana plasmática

A membrana plasmática está situada internamente à parede celular e envolve o citoplasma (Figs. 2.1 e 2.2).

Estrutura e composição da membrana plasmática

De acordo com o modelo mosaico-fluido, proposto por Singer e Nicolson na década de 70, a membrana plasmática e as demais membranas celulares (sistema de endomembranas) são compostas por uma bicamada lipídica fluida, na qual as proteínas estão inseridas, podendo-se encontrar carboidratos e alguns lipídios ligados a estas proteínas (Fig. 2.20). Em cada camada lipídica, as moléculas se dispõem com a porção polar ("cabeça") voltada para fora e a porção apoiar ("cauda") voltada para dentro. Em microscopia eletrônica de transmissão, a unidade de membrana apresenta-se como uma estrutura trilamelar com cerca de 7,5 nm de espessura, formada por duas porções mais elétron-densas, separadas por uma porção mediana menos elétron-densa. Isto se deve, em parte, à disposição das moléculas de lipídios. A composição da membrana varia nas diferentes células, mas os lipídios, geralmente, são encontrados em maior quantidade.

Os lipídios mais abundantes são os fosfolipídios, seguidos pêlos esteróides, os quais dão estabilidade mecânica à membrana, tornando-a uma barreira para a passagem da maioria de íons e moléculas hidrofílicas.

As proteínas podem ser integrantes ou periféricas. Quando inseridas na bicamada de lipídios, são ditas integrantes; as que ficam depositadas sobre a bicamada são ditas periféricas. Podem ser enzimas, receptoras ou transportadoras, participando em vários processos metabólicos importantes da célula. Como proteínas integrantes, podem ser citadas as aquaporinas, que são permeáveis e seletivas para a água, e a H^+ATPase (bomba de prótons).

Na face externa, voltada para a parede celular, os carboidratos, geralmente de cadeia curta, dispõem-se como uma cadeia lateral à proteína, formando as glicoproteínas, ou, mais raramente, ligam-se a lipídios (glicolipídios).

Função da membrana plasmática

A membrana plasmática desempenha importantes funções, principalmente no que se refere ao controle da entrada e saída de substâncias da célula, possibilitando a manutenção de sua integridade física e funcional. E semipermeável e seletiva.

A entrada de substâncias na célula pode ocorrer por transporte passivo, sem gasto de energia, ou ativo, com gasto de energia (Fig. 2.21). A entrada de água, oxigênio e dióxido de carbono na célula dá-se por difusão simples, que depende do gradiente de concentração. Outras substâncias entram por difusão facilitada, que necessita da presença de proteínas carreadoras, ou de canal; as aquaporinas são as proteínas de canal que facilitam a entrada dos íons de potássio, sódio e cálcio na célula. Quando houver gasto de energia na entrada de substâncias, é necessária a presença de proteínas de transporte;

as bombas de prótons, no caso. Nas células vegetais, o sistema de transporte ativo primário está representado pela H^+ATPase, enzima que, por hidrólise do ATP, transporta H^+ para fora da membrana e possibilita a entrada de íons, aminoácidos e açúcares (sacarose) para o citoplasma.

A entrada e saída de grandes moléculas podem também ocorrer por meio da formação de vesículas, envolvendo os processos chamados de endocitose e exocitose. A endocitose pode ser de três tipos: pinocitose, quando substâncias líquidas são incorporadas; fagocitose, quando estão presentes partículas sólidas; e endocitose mediada por receptor, quando as moléculas ou íons a serem transportados se ligam a receptores específicos na membrana e o conteúdo da vesícula é liberado no vacúolo. Na exocitose, as vesículas são originadas no retículo endoplasmático ou no *trans*-*Golgi e* o seu conteúdo é liberado para o meio externo. As vesículas formadas na endocitose e exocitose apresentam-se envoltas por uma unidade de membrana. Durante esses processos, porções das membranas plasmática, do vacúolo e do complexo de Golgi são recicladas. A pinocitose é bastante comum nas células vegetais; a entrada da bactéria *Rhizobium a* partir dos filamentos de infecção nos pêlos radiculares exemplifica a fagocitose; a endocitose mediada por *receptor* tem sido observada, atualmente, em experimentos realizados com nitrato de chumbo em células da coifa de *raízes* de milho. A liberação da substância mucilaginosa (polissacarídeos) pelas células da coifa é um exemplo de exocitose.

Uma importante função da membrana plasmática é coordenar a síntese da parede celular, em razão da presença da enzima celulose-sintase. Além disso, pela ativação das proteínas receptoras da membrana plasmática, transmite sinais hormonais e, ou, do meio ambiente, regulando o crescimento e a diferenciação da célula.

Citoplasma

O citoplasma na célula vegetal é a matriz fluida onde se encontram o núcleo e as organelas, como cloroplastos e mitocôndrias; é delimitado pela membrana plasmática (Figs. 2.l e 2.2).

Estrutura e composição do citoplasma

O citoplasma na célula vegetal diferenciada apresenta-se, em geral, reduzido, dispondo-se como uma fina camada junto à membrana plasmática. O seu principal componente é a água, com uma grande variedade de substâncias, dentre as quais: proteínas, carboidratos, lipídios, íons e metabólitos secundários. Recebe o nome de citossol ou matriz citoplasmática a porção do citoplasma onde estão contidas as organelas, como vacúolo(s), Golgi, retículo endoplasmático, mitocôndrias, plastídios e microcorpos, bem como o citoesqueleto, os ribossomos e o núcleo.

O citoplasma apresenta-se em movimento, que é conhecido como ciclose (Figs. 2.45 e 2.46). Trata-se de um processo que tem gasto de energia e no qual estão envolvidos os nicrofilamentos. A energia para o movimento citoplasmático vem da quebra de moléculas lê ATP pela atividade ATPásica presente na "cabeça" da miosina, um tipo de proteína

motora que "caminha" sobre os microfilamentos. Aparentemente, as organelas estão unidas à miosina, que então se desloca sobre os microfilamentos, levando-as consigo.

No citoplasma podem estar presentes gotículas lipídicas (corpos lipídicos, esferossomos ou oleossomos) (Fig. 2.1), dando a ele aspecto granuloso. Estas substâncias são produzidas pelo retículo endoplasmático e cloroplastos.

Função do citoplasma

O citoplasma tem diversas funções, como: realizar as diferentes reações bioquímicas necessárias à vida da célula; facilitar a troca de substâncias dentro da própria célula, bem como entre as células adjacentes; e acumular substâncias do metabolismo primário e secundário da planta.

Os plasmodesmos possibilitam a comunicação entre células adjacentes, pois moléculas pequenas como açúcares, aminoácidos e moléculas sinalizadoras movem-se facilmente através destes. Tem sido demonstrado, recentemente, que moléculas maiores, como proteínas e ácidos nucléicos, também podem ser transportadas com gasto de energia por essa via. Os vírus, por exemplo, produzem substâncias que alteram o tamanho dos canalículos e a estrutura do desmotúbulo; dessa maneira, passam de uma célula para outra, via plasmodesmos.

O citoplasma é, também, responsável pela formação do fragmossomo na divisão de células em que o núcleo não ocupa posição central. Assim, antes mesmo da duplicação dos cromossomos, o núcleo é direcionado para o centro da célula por cordões citoplasmáticos, que se fundem e depois se dispõem como uma lâmina, o fragmossomo, dividindo a célula em duas porções. A formação do fragmossomo envolve microtúbulos e microfilamentos.

Vacúolo

O vacúolo é uma estrutura característica da célula vegetal (Figs. 2.1, 2.2, 2.22 e 2.23). Em virtude da pressão exercida por esta organela, a fina camada de citoplasma mostra-se disposta junto à membrana plasmática.

As células meristemáticas em geral possuem numerosos vacúolos pequenos, que se fundem para formar um único vacúolo central na célula diferenciada. O vacúolo normalmente ocupa considerável volume da célula, chegando a ser o seu maior compartimento; em células parenquimáticas diferenciadas, por exemplo, representa até 90% do espaço celular.

Estrutura e composição do vacúolo

O vacúolo é delimitado por apenas uma membrana lipoprotéica denominada tonoplasto (Figs. 2.22 e 2.23). Sua estrutura assemelha-se à da membrana plasmática, ou seja, é trilamelar, entretanto a porção mais interna pode ser mais espessada.

No tonoplasto, semelhantemente ao que ocorre na membrana plasmática, são encontradas importantes proteínas, como as aquaporinas e H^+ATPases. A bomba de prótons ativa assemelha-se à da membrana plasmática, e prótons são levados do citoplasma para o interior do vacúolo, criando uma força motora que direciona vários sistemas de transporte ativo secundário, essenciais em muitos processos metabólicos.

O conteúdo vacuolar é constituído por água, substâncias inorgânicas (íons de cálcio, potássio, cloro, sódio e fosfato etc.) e orgânicas (açúcares, ácidos orgânicos, proteínas, pigmentos, alcalóides etc.). Muitas dessas substâncias encontram-se dissolvidas na água. Dentre as enzimas distinguem-se as hidrolases ácidas, como: nucleases, proteases, lipases, fosfatases, glicosidases, fosfolipases e sulfatases. O conteúdo vacuolar é ácido, com pH próximo a 5.

Estudos pormenorizados têm proposto diferentes vias para a formação e manutenção dos vacúolos (Fig. 2.22): secreção (em que participam o retículo endoplasmático, o complexo de Golgi e o compartimento pré-vacuolar), a biossíntese (em que participam as vesículas da rede *trans-Golgi,* o compartimento pré-vacuolar e o vacúolo diferenciado), a endocitose (em que participam os endossomos, vesículas formadas a partir da membrana plasmática e que se unem ao compartimento pré-vacuolar ou ao vacúolo diferenciado) e a micro e macrofagia. Há diferentes tipos de vacúolo, e acredita-se que sua origem está relacionada com as substâncias que ele armazena. Vacúolos com diferentes especializações podem coexistir na mesma célula.

Função dos vacúolos

O vacúolo participa de vários processos metabólicos celulares, tendo diferentes funções e propriedades, dependendo do tipo de célula em questão. Osmoticamente ativo, desempenha papel dinâmico no crescimento e desenvolvimento da planta. A perda de água pela célula na plasmólise leva a uma diminuição do volume do vacúolo (Fig. 2.24 -A e B). Durante o alongamento celular, compostos orgânicos e inorgânicos são acumulados no vacúolo, e estes solutos originam um gradiente de potencial osmótico, responsável pela pressão de turgor; esta é essencial para o alongamento celular. O acúmulo de solutos pode dar-se por transporte ativo contra um gradiente de concentração.

O vacúolo participa da manutenção do pH da célula, que é efetuada por meio de bombas H^+ATPase. Nas plantas suculentas, que realizam fotossíntese CAM (do inglês "crassulacean acid metabolism", ou seja, metabolismo ácido das crassuláceas), o vacúolo tem papel importante. Nestas plantas, durante a noite ocorre a entrada de gás carbônico pela abertura dos estômatos, resultando na formação de ácidos orgânicos, que são armazenados no vacúolo. Durante o dia, os ácidos orgânicos são consumidos na fotossíntese. Neste caso, os vacúolos apresentam variações de pH: 6,0, no período diurno, e 3,5, no noturno.

Os vacúolos são organelas responsáveis pela autofagia, ou seja, digestão de outros componentes celulares. Nesse processo, em determinados pontos, o tonoplasto sofre invaginações, "carregando" porções do citoplasma onde podem estar presentes organelas como mitocôndrias, plastídios, ribossomos. Cada invaginação destaca-se do tonoplasto e forma uma vesícula, que fica suspensa no interior do vacúolo. Numa fase final ocorre a

lise dos componentes celulares trazidos para dentro deste compartimento. As hidrolases ácidas rompem as ligações de fosfato, ésteres e glicosídicas e hidrolisam as proteínas e ácidos nucléicos. Geralmente, a autofagia ocorre em vacúolos pequenos das células vegetais jovens; os vacúolos das células maduras parecem não ter a função de degradar macromoléculas do citoplasma. De modo geral, na célula madura, estão presentes somente 1 a 10% das proteínas totais da célula jovem, e estas proteínas devem ser as restantes da atividade autofágica dos vacúolos jovens. A presença de enzimas semelhantes às dos lisossomos nos vacúolos faz com que muitos pesquisadores os considerem parte relevante do sistema lisossômico da célula vegetal.

Os vacúolos também podem ser compartimentos de armazenagem dinâmicos, no qual íons, proteínas e outros metabólitos são acumulados e mobilizados posteriormente. Como foi comentado, as proteínas acumuladas como forma de reserva geralmente apresentam-se em concentração reduzida nos vacúolos de células maduras; entretanto, em células do endosperma de leguminosas e de gramíneas seus níveis tendem a aumentar. Em sementes de leguminosas, as proteínas sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso são "empacotadas" em corpos protéicos, sendo, posteriormente, acumulados nos vacúolos. Durante a germinação, uma protease transportada para o interior dos vacúolos degrada essas proteínas de reserva. No endosperma da semente de mamona *(Ricinus communis)* estão presentes microvacúolos contendo proteínas, os grãos de aleurona (Fig. 2.25).

Nos vacúolos são depositados alguns produtos do metabolismo secundário, a exemplo das substâncias fenólicas. As antocianinas (Fig. 2.24) e betalaínas, pigmentos hidrossolúveis, ocorrem em vacúolos de pétalas de muitas flores. Os taninos (Fig. 2.26) também são acumulados nos vacúolos de células dos diferentes órgãos. Outros produtos do metabolismo secundário, como alcalóides, saponinas, glicosinolatos, glicosídios cianogênicos e glicosídios cumáricos, são geralmente acumulados nos vacúolos. O alcalóide nicotina é sintetizado nas células das raízes e transportado para as células do caule, acumulando-se nos vacúolos destas. Várias dessas substâncias do metabolismo secundário são tóxicas para patógenos, parasitas, herbívoros e para a própria planta.

Em muitos casos, o vacúolo acumula inclusões na forma de cristais prismáticos (Fig. 2.29), drusas (Fig. 2.28), estilóides e ráfides (Fig. 2.27), de oxalato de cálcio ou outros compostos. As folhas das plantas ornamentais, *Diffenbachia picta e D. seguine,* conhecidas popularmente como comigo-ninguém-pode, contêm numerosos idioblastos com ráfides (Fig. 2.27) e drusas de oxalato de cálcio.

Plastídios

Os plastídios, ou plastos (Figs. 2.1 e 2.2), juntamente com a parede celular e os vacúolos, são componentes característicos das células vegetais. Assim como as mitocôndrias, os cloroplastos parecem ser remanescentes de organismos que estabeleceram relações simbióticas com os ancestrais dos eucariotos atuais. Os plastídios são organelas derivadas de cianobactérias (algas azuis), contêm seu próprio genoma e se autoduplicam.

Estrutura e composição dos plastídios

Os plastídios são organelas com formas e tamanhos diferentes. Classificam-se de acordo com a presença ou ausência de pigmento ou com o tipo de substância acumulada. Há três grandes grupos de plastídios: cloroplastos, cromoplastos e leucoplastos. Os dois primeiros contêm pigmentos; nos leucoplastos estes estão ausentes, sendo acumuladas outras substâncias. Os plastídios podem passar de um grupo para o outro, pelo acúmulo de determinadas substâncias e rearranjo de sua estrutura interna (Fig. 2.30).

Os plastídios apresentam um envoltório constituído por duas membranas lipoprotéicas, contendo uma matriz denominada estroma, onde se situa um sistema de membranas chamadas de tilacóides. Embora os tilacóides sejam originados de invaginações da membrana interna, eles não são contínuos a esta na maturidade. O grau de expressividade atingido pelo sistema de tilacóides depende do tipo de plastídio. A matriz contém DNA, RNA, ribossomos e enzimas para transcrição e tradução de proteínas. Estão presentes um ou mais nucleóides - regiões livres de tilacóides com DNA circular. Este genoma codifica algumas proteínas específicas do plastídio, entretanto a maioria das proteínas é codificada por genes nucleares. Assim, o desenvolvimento dessa organela requer uma expressão coordenada de seus próprios genes e dos genes do núcleo. As células têm muitas cópias do DNA do plastídio, e o número de cópias depende do tipo de célula e de seu estágio de diferenciação. Os plastídios dividem-se por fissão binária, como as bactérias, mas na divisão celular são, geralmente, distribuídos eqüitativamente para as células-filhas.

Formação dos plastídios

O proplastídio (Fig. 2.30) é o precursor de todos os plastídios. São organelas muito pequenas, sem cor, apresentando na matriz poucas membranas internas. Podem, ainda, conter pequenos grãos de amido e, ou, lipídios em forma de glóbulos, chamados de plastoglóbulos. Os proplastídios ocorrem na oosfera e nos tecidos meristemáticos.

A formação do cloroplasto a partir do proplastídio, nas angiospermas, requer presença da luz; porém, nas gimnospermas, o cloroplasto pode, pelo menos em parte, desenvolver-se no escuro. As angiospermas devem ter selecionado um mecanismo que limita *o* desenvolvimento do cloroplasto aos tecidos e células que recebem luz. No caso de as plantas estarem no escuro, os proplastídios desenvolvem-se em estioplastos (Fig. 2.30). Estes contêm elaborado sistema de membranas tubulares, com propriedades semicristalinas, conhecidas como corpos prolamelares. Não apresentam a maioria das enzimas ativas na fotossíntese, sendo incapazes de realizá-la, mas, quando expostos à luz, rapidamente se convertem a cloroplastos. Assim, o estioplasto é considerado um estágio na diferenciação do cloroplasto.

Cloroplastos

Os cloroplastos contêm pigmentos do grupo das clorofilas, importantes para a fotossíntese, além de outros pigmentos, como os carotenóides, que são acessórios neste processo. Os cloroplastos são encontrados em todas as partes verdes da planta, sendo mais numerosos e mais diferenciados em folhas (Figs. 2.32 a 2.34).

O cloroplasto típico é estruturalmente o mais complexo dentre os plastídios (Fig. 2.31). Apresenta formato discóide, com diâmetro de 3 a 10 um. As membranas do envoltório têm 5 a 7,5 nm de espessura e são separadas pelo espaço intermembranas (10 nm). Experimentos realizados em cloroplastos de espinafre *(Spinacea oleraceae)* mostraram que o espaço intermembranas é acessível a metabólitos do citoplasma, pois a membrana mais externa é uma barreira pouco seletiva. O estroma é atravessado por um elaborado sistema de membranas, os tilacóides, que se dispõem como sacos achatados, e o espaço dentro destes é chamado de lume do tilacóide. Os tilacóides, em alguns pontos, arranjam-se como uma pilha de moedas, formando a estrutura denominada grânulo, ou *granum.* Ao conjunto destas estruturas dá-se o nome de grânulos, ou grana (plural em latim de *granum*). Os tilacóides que formam os grânulos são denominados tilacóides dos grânulos, e os tilacóides que os interligam são chamados de tilacóides do estroma ou tilacóides intergrânulos (intergrana, em latim). Todo o conjunto forma uma verdadeira rede. As membranas dos tilacóides contêm clorofilas, carotenóides, transportadores de elétrons e o complexo ATP-sintase, sendo, portanto, a sede das reações fotoquímicas responsáveis pela captação e transformação da energia luminosa em energia química. O lume do tilacóide é o sítio das reações de oxidação da água, estando conseqüentemente envolvido na liberação do oxigênio da fotossíntese. A composição do estroma é basicamente protéica, contendo todas as enzimas responsáveis pela redução do carbono na fotossíntese, incluindo a ribulose difosfato carboxilase/ oxigenase, conhecida como rubisco.

Em condições de longa exposição à luz, o cloroplasto forma e acumula amido (de assimilação) (Fig. 2.34). As dimensões desses grãos de amido podem variar de acordo com o período do dia, à medida que os açúcares são formados e, temporariamente, armazenados como amido. Assim, estes grãos tendem a desaparecer no escuro e aumentar na presença da luz. No estroma, local de ocorrência das reações envolvidas na fixação do gás carbônico para a produção de carboidratos, realizam-se a assimilação do nitrogênio e enxofre e a biossíntese de proteínas e ácidos graxos. Nos cloroplastos podem estar presentes os plastoglóbulos ou glóbulos de substâncias lipofílicas (Fig. 2.33).

Alguns cloroplastos, principalmente os das plantas que realizam fotossíntese C_4, contêm retículo periférico (Fig. 2.34), ou seja, um sistema de túbulos interligados proveniente da membrana interna. Admite-se que o retículo periférico facilite as trocas entre a organela e o citoplasma.

O DNA do cloroplasto é circular como o dos procariotos, e seu tamanho varia de 120 a 217 quilobases. As células do parênquima foliar podem conter de 20 a 60 cloroplastos e cada cloroplasto tem cerca de 20 a 40 cópias do DNA. Estudos realizados com *Marchantia* sp. (briófita) e *Nicotiana tabacum* (angiosperma) mostram que, embora sejam plantas distantes evolutivamente, ambas têm genomas dos cloroplastos bem similares, o que demonstra que houve pouca modificação destes na evolução.

Cromoplastos

Os cromoplastos são plastídios portadores de pigmentos carotenóides e usualmente não apresentam clorofila ou outros componentes da fotossíntese (Figs. 2.36 e 2.37). São encontrados, na maioria das vezes, nas células de pétalas e outras partes coloridas de flores, em frutos e em algumas raízes. Os cromoplastos surgem, em grande parte dos casos, de transformações dos cloroplastos, com alterações que levam ao desarranjo dos tilacóides e mudanças no tipo de pigmento acumulado, mas também podem ser derivados diretamente de

proplastídios e amiloplastos. Quando originado de um cloroplasto, o cromoplasto mantém a capacidade de se reverter e voltar a ser um cloroplasto.

O cromoplasto sintetiza e acumula pigmentos, podendo a sua pigmentação estar na forma de cristais, como ocorre em raízes de cenoura (*Daucus carota*), ou em plastoglóbulos.

Leucoplastos

Os leucoplastos são plastídios que não possuem pigmentos, mas armazenam substâncias. Os armazenadores de amido são chamados de amiloplastos e se encontram em tecidos ou órgãos de reserva, como no tubérculo da batata *(Solanum tuberosum)* (Fig. 2.38) e na raiz da mandioca *(Manihot esculentum)*. Os amiloplastos podem armazenar de um a vários grãos de amido, e o seu sistema de tilacóides é pouco desenvolvido. Geralmente, contêm poucas cópias do DNA, perdendo os pigmentos e enzimas da fotossíntese; entretanto, quando expostos à luz, podem transformar-se em cloroplastos, como no tubérculo da batata. No pecíolo da conhecida planta-alumínio *(Pilea cardierei) é* possível observar um gradiente de transformação entre cloroplastos e amiloplastos e vice-versa.

Os leucoplastos armazenadores de proteína, proteinoplastos (Fig. 2.35), são encontrados nos elementos crivados de monocotiledôneas e algumas dicotiledôneas, sendo conhecidos como plastídios P (P de "protein", proteína em inglês). A inclusão protéica geralmente é cônica e parcialmente cristalóide. Esse tipo de inclusão também ocorre em plastídios de algumas gimnospermas. Nos plastídios dos elementos crivados das dicotiledôneas predomina amido, sendo denominados plastídios S (S de "starch", amido em inglês).

Função dos plastídios

Como visto, os plastídios estão envolvidos na realização da fotossíntese, síntese de aminoácidos e ácidos graxos. E neles que ocorre a assimilação do nitrogênio e enxofre. Têm também a função de armazenar amido, proteínas e lipídios. Nos plastídios estão presentes pigmentos, como as clorofilas e os carotenóides. Em razão da presença deste último grupo de pigmentos, os plastídios estão envolvidos na atração de polinizadores e dispersão dos diásporos.

Microcorpos

Os microcorpos são organelas muito pequenas que, semelhantemente às mitocôndrias, representam importantes sítios de utilização de oxigênio. Supõe-se que eles sejam vestígio de uma organela ancestral que surgiu quando o teor de oxigênio aumentou na atmosfera, tornando-se possivelmente tóxico para a maioria das células. De acordo com esta hipótese, com o aparecimento da mitocôndria, os microcorpos teriam se tornado "obsoletos", pois, além de algumas funções comuns, a mitocôndria ainda produz ATR Entretanto, estas organelas desempenham funções importantes nos vegetais.

São conhecidos dois tipos de microcorpos: os peroxissomos e os glioxissomos. Estas duas estruturas são chamadas genericamente, por alguns autores, de peroxissomos.

Estrutura e composição dos microcorpos

Os microcorpos têm formato esférico a ovalado (Figs. 2.1 e 2.39) e tamanho variando de 0,5 a 1,7 μm. São constituídos por uma única membrana lipoprotéica, a qual circunda um conteúdo granular protéico, que pode ou não estar na forma cristalina (Figs. 2.39 e 2.40). Caracterizam-se por apresentar enzimas que usam oxigênio para retirar átomos de hidrogênio de substâncias orgânicas específicas, numa reação que forma peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Contêm também catalases, que transformam o peróxido de hidrogênio em oxigênio e água. Os microcorpos não têm DNA nem ribossomos, devendo importar do citossol todas as proteínas de que necessitam. Geralmente, estão associados com um ou dois segmentos do retículo endoplasmático. Dividem-se por fissão binária.

Embora os dois tipos de organelas apresentem suas especializações, estudos realizados em sementes de pepino (*Cucumis sativus*) evidenciaram que, dependendo do período, pode haver mais enzimas relacionadas às funções de glioxissomo ou de peroxissomo, ou seja, ocorre transição funcional entre as duas vias metabólicas.

Função dos peroxissomos

Os peroxissomos estão presentes nas folhas (Fig. 2.39) e têm papel importante no metabolismo das plantas, atuando na fotorrespiração, juntamente com cloroplastos e mitocôndrias. Este processo inicia-se quando em determinadas condições, no cloroplasto, a enzima rubisco (ribulose difosfato carboxilase/oxigenase) se une ao oxigênio e atua como oxigenase, havendo formação de glicolato, que é transportado para o peroxissomo. Nesta última organela, o glicolato é metabolizado em glioxalato, formando oxigênio e peróxido de hidrogênio. Por meio da catalase este último composto é quebrado em oxigênio e água, impedindo a intoxicação da célula. Por intermédio de várias reações envolvendo os cloroplastos, as mitocôndrias e os peroxissomos, são finalmente produzidos gás carbônico e serina na mitocôndria. Assim, durante a fotorrespiração, o oxigênio é consumido e o gás carbônico é liberado com perda de aproximadamente 50% do carbono fixado para a fotossíntese.

Função dos glioxissomos

Os glioxissomos são encontrados nas sementes oleaginosas e contêm enzimas diferentes das dos peroxissomos. Os tipos mais especializados estão presentes em leguminosas e em mamona *(Ricinus communis)*. Embora os lipídios façam parte das membranas e se apresentem como reserva em vários tecidos, não são usados como fonte de carbono para a respiração, à exceção dos encontrados como reservas em sementes. Neste caso, os lipídios são acumulados como gotículas de óleo nos cotilédones ou no endosperma e, para serem transportados, os triglicerídios são quebrados por lipases em ácidos graxos livres e glicerol no citoplasma das células. Os ácidos graxos vão para o glioxissomo, onde sofrem a β-oxidação, e juntamente com reações que ocorrem na mitocôndria (ciclo do glioxilato) dão origem ao malato, substância que vai para o citoplasma e, por meio de outras reações, forma carboidratos (gliconeogênese). Os glioxissomos têm função importante na germinação de sementes oleaginosas, como amendoim *(Arachis hipogea),* girassol *(Helianthus annus)* e

coco-da-baía (*Cocos nucifera*). É importante salientar que o ciclo do glioxilato não ocorre em animais, uma vez que, neles, não é possível a conversão de ácidos graxos em carboidratos.

Citoesqueleto

O citoesqueleto encontra-se em todas as células vegetais, formando uma rede complexa de elementos protéicos, localizada, principalmente, no citossol (Figs. 2.1 e 2.42) e também no núcleo. O citoesqueleto das plantas consiste de três tipos de elementos: microtúbulos (Figs. 2.41 a 2.43), microfilamentos (Figs. 2.44 a 2.46) e filamentos intermediários (Fig. 2.56).

Estrutura e composição dos microtúbulos

Os microtúbulos são estruturas protéicas cilíndricas, com cerca de 25 nm de diâmetro e comprimentos variáveis. Localizam-se, de modo geral, na região cortical do citoplasma, junto à membrana plasmática (Fig. 2.42). O microtúbulo constitui-se de 11 a 13 protofilamentos alinhados paralelamente e arranjados em um círculo ao redor de um eixo oco, sendo cada um deles formado por uma proteína dimérica, composta pelas α-tubulina e β-tubulina (Fig. 2.41). O microtúbulo é uma estrutura polar, com terminações positivas ou negativas, apresentando proteínas associadas - as proteínas motoras -, como a dineína, que se desloca da terminação negativa para a positiva, e a cinesina, que faz o inverso. Estas proteínas têm atividade ATPásica.

Função dos microtúbulos

Os microtúbulos atuam no crescimento e diferenciação das células. No citoplasma, sob a membrana plasmática, controlam o alinhamento das microfibrilas de celulose. Atuam também no direcionamento das vesículas secretoras originadas da rede *trans*-Golgi, as quais contêm polissacarídeos não-celulósicos para a formação da parede celular.

Durante a mitose, na pré-prófase, os microtúbulos organizam-se circundando o núcleo na região equatorial da célula, formando a banda da pré-prófase (Fig. 2.18 - B), sendo responsáveis pelo estabelecimento do plano da divisão celular. Nas angiospermas, os microtúbulos dispõem-se ao redor do núcleo na prófase e não formam centrossomos com centríolos, como na célula animal. Tem sido sugerido que as plantas não têm centrossomos ou que estes são difusos. Os microtúbulos participam da formação das fibras do fuso mitótico na metáfase e do fragmoplasto (Figs. 2.18 - C e D e 2.19 - D) na telófase.

Os microtúbulos são componentes dos flagelos dos gametas masculinos móveis de briófitas, pteridófitas e algumas gimnospermas.

Estrutura e composição dos microfilamentos

Os microfilamentos são estruturas protéicas filamentosas, com cerca de 5 a 7 nm de diâmetro, maiores que os microtúbulos, em comprimento. Apresentam-se como dois cordões helicoidalmente enrolados, compostos por duas subunidades protéicas: a actina globular (g-actina) e a actina fibrosa (f-actina) (Fig. 2.44). Isso os leva a ser também conhecidos como filamentos de actina. De maneira similar aos microtúbulos, são polares e apresentam proteínas associadas, como a miosina. Nas células vegetais, os microfilamentos, que se encontram isolados ou agrupados em feixes, localizam-se na região subcortical do citoplasma (região mais interna), podendo também ser encontrados mais perifericamente na região cortical.

Função dos microfilamentos

Os microfilamentos são responsáveis pelo movimento de organelas citoplasmáticas (Figs. 2.45 e 2.46), e a força geradora vem da interação dos filamentos de actina com a miosina, proteína motora que tem atividade ATPásica. Usando energia da hidrólise do ATR a miosina move-se ao longo do microfilamento, à qual, aparentemente, as organelas estão ligadas, movendo-se em função do seu deslocamento.

Os microfilamentos participam do crescimento e diferenciação das células e em geral se orientam paralelamente ao plano de alongamento dela. Em células do coleóptilo de cevada, por exemplo, é possível observar os microfilamentos dispostos na mesma direção do alongamento celular. Também se nota a presença de microfilamentos na parte terminal do tubo polínico de tabaco (Nicotiana tabacum) em crescimento e no tricoma do caule de tomate (*Solanum lycopersicum*).

Os microfilamentos parecem participar, juntamente com os microtúbulos, da formação do fragmoplasto durante a divisão celular, na telófase.

Estrutura *e* composição dos filamentos intermediários

Os filamentos intermediários são estruturas protéicas, cujo tamanho está entre o dos microtúbulos e o dos microfilamentos, tendo cerca de 7 a 11 nm de diâmetro. São formados por diferentes proteínas fibrosas enroladas helicoidalmente, como as queratinas e as lâminas.

Função dos filamentos intermediários

Os filamentos intermediários, embora pouco estudados em vegetais, parecem ter, como nas células animais, importante papel na manutenção da estrutura do núcleo e da célula. Estão envolvidos na reorganização do envoltório nuclear durante a divisão celular.

Em células de tabaco, por exemplo, verificam-se filamentos intermediários conectando a superfície do núcleo à periferia da célula e envolvendo os pólos do fuso. Filamentos de queratina foram observados em células do cotilédone de ervilha. As laminas, componentes da lâmina nuclear (Fig. 2.56) têm sido detectadas em várias plantas, como nas células epidérmicas de cebola.

Complexo de Golgi

No citoplasma da célula vegetal há um conjunto de dictiossomos ou corpos de Golgi (Fig. 2.1), coletivamente referidos como complexo de Golgi.

Estrutura e composição do corpo de Golgi

Cada dictiossomo, ou corpo de Golgi (Fig. 2.47), é constituído por um conjunto de sacos discóides e achatados, chamados de cisternas. Estas são estruturas membranosas, dispostas paralelamente de forma reta ou curvada. Quando curvadas, mostram uma face côncava e outra convexa. Geralmente apresentam uma rede complexa de túbulos em suas margens, a partir dos quais se destacam as vesículas.

O corpo de Golgi é composto por subcompartimentos distintos: face cis, contendo as cisternas mais novas, região mediana *(medial),* face *trans* e rede *trans*-Golgi (Fig. 2.47). Na parte cis, a membrana tem composição semelhante à do retículo endoplasmático; já na região de maturação, ela se assemelha à membrana plasmática. As novas cisternas são originadas no retículo endoplasmático e se incorporam aos dictiossomos via vesículas de transição, enquanto as vesículas derivadas da face trans constituem a rede *trans*-Golgi, contribuindo para a formação da membrana plasmática.

Em algumas plantas foi observada a formação de fibrilas intercisternas, que se desenvolvem na face *trans* e parecem estar envolvidas na conexão das cisternas, além de atuarem como âncoras de enzimas envolvidas na síntese de polissacarídeos.

Nas angiospermas, cada dictiossomo apresenta de quatro a oito cisternas (Figs. 2.47 a 2.49). Porém, esse número pode variar de acordo com a espécie, o tecido e o estágio de diferenciação da célula. Exemplo disso são as células produtoras de néctar, nas quais as vesículas são mais freqüentes nas fases pré-secretoras. O número de dictiossomos pode variar, também, nos diferentes tipos de célula; nos tubos polínicos e nas células da coifa, por exemplo, eles são muito numerosos. A mucilagem, constituída de polissacarídeos ácidos, é um exemplo de secreção dependente da atividade do complexo de Golgi.

Função do complexo de Golgi

Nas células vegetais, a maioria dos complexos de Golgi está associada à síntese dos compostos não-celulósicos da parede celular (pectinas e hemiceluloses). Da rede *trans*-Golgi saem as vesículas secretoras, que migram para a membrana plasmática e com ela se fundem descarregando o seu conteúdo no meio extracelular, o qual irá compor a matriz da parede celular. As diferentes regiões dos dictiossomos sintetizam os distintos polissacarídeos. Parte é reunida na face cís e na mediana, e parte é adicionada e formada nas cisternas trans e na rede *trans*-Golgi. Em *Acer pseudoplatanus* verificou-se, na síntese do polissacarídeo xiloglucano, que a cadeia principal é reunida nas cisternas cis e mediana e os açúcares das cadeias laterais são formados nas cisternas *trans* e na rede *trans*-Golgi.

Nos tecidos glandulares, a atividade das cisternas *trans*-Golgi pode estar relacionada com o acúmulo de substâncias envolvidas na produção do odor, como observado em *Sauromatum guttatum.*

Os Golgi podem ter uma outra função: a de secreção parcial. Nas glicoproteínas de parede, a parte protéica é sintetizada pelo retículo endoplasmático, e a porção do carboidrato é sintetizada pelo dictiossomo, ocorrendo, neste último, a união do carboidrato com a proteína. Os dictiossomos também funcionam como centro de "empacotamento", ou seja, envolvem as substâncias sintetizadas por outras estruturas. Em vesículas revestidas da folha de feijão *(Phaseolus uulgaris),* o revestimento pode conter proteínas, como a clatrina.

As vesículas derivadas do complexo de Golgi podem ser incorporadas à membrana plasmática ou ao tonoplasto. Assim, ocorre um processo de reciclagem entre as membranas plasmática, do vacúolo e do complexo de Golgi.

Mitocôndrias

As mitocôndrias (Figs. 2.1 e 2.2) são organelas derivadas de bactérias aeróbicas, que estabeleceram relações simbióticas com os ancestrais dos eucariotos atuais. São organelas que contêm seu próprio genoma e se autoduplicam.

Estrutura *e* composição das mitocôndrias

As mitocôndrias são organelas menores que os plastídios, geralmente apresentam forma ovalada (Figs. 2.50 a 2.52), alongada ou filiforme, podendo, por vezes, ser ramificadas. Em média, têm de 0,5 a l um de diâmetro por 1,0 a 10 μm de comprimento.

As mitocôndrias possuem envoltório formado por duas membranas lipoprotéicas que delimitam a matriz mitocondrial. A membrana externa é permeável a uma série de íons e contém proteínas especializadas, chamadas de porinas, que permitem a passagem livre de várias moléculas. A membrana interna forma projeçóes voltadas para a matriz, denominadas cristas, que se apresentam como dobramentos ou túbulos que ampliam a superfície dessa membrana. A densidade das cristas, que varia de acordo com a planta ou o tecido onde estas se encontram, parece estar relacionada com a atividade metabólica da célula. A membrana

interna é seletiva, permitindo a passagem de moléculas como piruvato, ADP e ATP, e restritiva para outras moléculas e íons, incluindo prótons de hidrogênio. Na membrana interna estão presentes os complexos ATP-sintase e os componentes da cadeia transportadora de elétrons. A matriz contém água, íons, fosfates, coenzimas e enzimas, RNA, DNA e ribossomos para transcrição e tradução de algumas proteínas. As enzimas envolvidas no ciclo de Krebs localizam-se na matriz, à exceção de uma, que se encontra na membrana interna da mitocôndria. Grânulos eletrondensos podem ser observados, acreditando-se que estejam relacionados a depósitos de cátions divalentes, compostos fosfatados insolúveis ou cálcio. A composição do espaço intermembranas é semelhante à do citossol, e aí se acumulam os prótons transportados da matriz.

As mitocôndrias contêm seu próprio genoma e se autoduplicam. O genoma mitocondrial codifica algumas proteínas específicas da organela. Entretanto, a maioria das proteínas é codificada por genes nucleares, e o desenvolvimento dessa organela requer uma expressão coordenada dos genomas, semelhante ao visto para os plastídios. Contêm uma ou mais cópias idênticas de moléculas de DNA circular similar ao de bactérias, e o número de cópias depende do tipo de célula e de seu estádio de diferenciação.

O número de mitocôndrias nas células pode variar muito, de dezenas a centenas, dependendo da demanda de energia ou ATP nestas. Em células com elevada atividade metabólica há grande número de mitocôndrias, como nas células-guarda dos estômatos, células companheiras (Fig. 2.52), células de transferência e células ou tecidos secretores (Fig. 2.51).

As mitocôndrias podem fundir-se e dividem-se por fissão binária, como as bactérias. Porém, na divisão celular, geralmente são distribuídas equitativamente para as células-filhas.

Função das mitocôndrias

As mitocôndrias são os sítios da respiração aeróbica celular. A partir das moléculas orgânicas de piruvato, oriundas da quebra da glicose no citoplasma, obtém-se energia na forma de moléculas de ATP pelo processo quimiosmótico, envolvendo a presença dos corpúsculos elementares. Nestes ocorre refluxo dos prótons H^+ através da membrana interna, cuja energia é usada parcialmente (50%) para gerar ATP no complexo enzimático ATPsintase. O ATP produzido na matriz é posteriormente utilizado em atividades da célula que demandam energia.

As mitocôndrias, juntamente com os cloroplastos e peroxissomos, têm papel importante na fotorrespiração. Neste processo, na mitocôndria, a partir de duas moléculas do aminoácido glicina, é formado o aminoácido serina, sendo liberada uma molécula de gás carbônico.

Nas sementes oleaginosas, as mitocôndrias associadas aos glioxissomos realizam parte do ciclo do glioxilato. Para isso, envolve reações que possibilitam a obtenção de energia a partir de reservas lipídicas, culminando com a formação de carboidratos no citoplasma (gliconeogênese).

Em aboboreira *(Cucurbita pepo),* nas mitocôndrias das células companheiras há numerosas cristas bem desenvolvidas, e nas encontradas nos elementos de tubo crivado, a matriz é pouco desenvolvida.

Ribossomos

Os ribossomos (Fig. 2.1) estão presentes no citoplasma celular, podendo ou não estar associados ao retículo endoplasmático. São também encontrados em plastídios e mitocôndrias.

Estrutura e composição dos ribossomos

Os ribossomos são pequenas partículas com cerca de 17 a 23 nm de diâmetro. Compõem-se de proteína e RNA ribossômico (RNAr) e são destituídos de membrana. Cada ribossomo é formado por duas subunidades produzidas no núcleo, que se unem no citoplasma. A subunidade maior contém três sítios, aos quais os RNAs transportadores (RNAt) se acoplam; a subunidade menor tem um local para o RNA mensageiro (RNAm) alojar-se. Os ribossomos citoplasmáticos podem ser encontrados livres no citossol, associados ao retículo endoplasmático (Figs. 2.54 e 2.55) ou unidos à membrana nuclear externa (Fig. 2.56). Em células que apresentam atividade metabólica elevada, os ribossomos formam agrupamentos denominados polissomos ou polirribossomos. Os ribossomos das mitocôndrias e dos plastídios são menores quando comparados aos presentes no citoplasma da célula.

Função dos ribossomos

Os ribossomos contêm sítios onde são acoplados o RNAm e o RNAt que transportam os aminoácidos, sendo responsáveis pela síntese proteica. Os ribossomos livres ou associados às membranas são idênticos entre si, diferindo apenas nas proteínas que estão produzindo em dado momento.

Retículo Endoplasmático

O retículo endoplasmático (RE) está incluso no citoplasma, próximo à membrana plasmática, permeando toda a célula, e também junto ao núcleo (Figs. 2.1, 2.2 e 2.53). Pode ou não se apresentar associado aos ribossomos (Figs. 2.54 e 2.55).

Estrutura e composição do retículo endoplasmático

O retículo endoplasmático é constituído por uma única membrana lipoprotéica, que se dobra formando cisternas (sacos achatados) ou túbulos. Apresenta uma cavidade que corresponde ao lume da cisterna ou do túbulo. Quando o RE está associado aos ribossomos, é denominado retículo endoplasmático rugoso (RER); quando não, é chamado de retículo endoplasmático liso (REL). Geralmente, o RER apresenta-se como cisternas e o REL, como túbulos. Na célula vegetal, forma-se uma extensa rede de RE com cisternas e túbulos interligados. O RE mostra, ainda, continuidade à membrana externa do núcleo.

A forma e a quantidade de RE dependem do tipo, função e desenvolvimento da célula. Em células com elevada atividade metabólica, como as meristemáticas e as que realizam muita síntese protéica, geralmente é bem desenvolvido. Nas sementes de aveia *(Avena sativa) e* nos cotilédones de feijão *(Phaseolus uulgaris),* o RE apresenta-se, durante a fase de síntese de corpos protéicos, cerca de 25 vezes mais desenvolvido. Nos tricomas glandulares de *Humulus lupunus e* maconha *(Cannabis satiua),* a exemplo do que ocorre em outros tricomas secretores, há aumento do RE na fase secretora em relação à pré-secretora. O mesmo se observa em nectários, sendo o RE considerado a organela mais freqüente nas células desta estrutura; os compostos originados no RE, neste caso, são acumulados no vacúolo, que os elimina como novas vesículas, as quais se fundem com a membrana plasmática. O RE é também responsável pela síntese de proteínas para o vacúolo. Estas, depois de sintetizadas, passam por glicosilação parcial, e são transportadas para o complexo de Golgi, onde ocorre a glicosilação complementar; só então são liberadas no vacúolo.

Durante a formação da placa celular, no final da divisão da célula, porções do RE mantêm-se na região equatorial, formando os desmotúbulos nos plasmodesmos (Fig. 2.15).

Função do retículo endoplasmático

O RE funciona como um sistema de comunicação dentro da célula, possibilitando a distribuição das substâncias. Quando é contínuo ao envoltório nuclear, torna-se importante via de troca de material entre o núcleo e o citoplasma de células adjacentes.

O RER, pela presença dos ribossomos, tem papel importante na síntese protéica de exportação, e o REL, na síntese lipídica. O acúmulo de íons de cálcio no lume regula o teor destes no citossol, os quais se combinam com a proteína calmodulina. Esta, por sua vez, atua em diversos processos fisiológicos e de desenvolvimento das células.

Núcleo

O núcleo é uma das estruturas mais evidentes na célula vegetal, encontrando-se imerso no citoplasma. Dentro dele está presente o nucléolo, ou nucléolos (Figs. 2.1, 2.2 e 2.56). Por conter a maior parte da informação genética da célula, desempenha papel fundamental na organização desta.

Estrutura e composição do núcleo

As dimensões e o volume ocupados pelo núcleo variam de acordo com o estádio de desenvolvimento da célula e a fase do ciclo celular. Nos tecidos meristemáticos, durante a prófase, o núcleo pode ocupar até 75% do volume celular; já em uma célula do parênquima paliçádico diferenciada, pode representar apenas 5% do volume total da célula.

O núcleo (Fig. 2.56) apresenta-se envolvido por duas membranas lipoprotéicas denominadas, em conjunto, envoltório nuclear. No seu interior está contida a matriz nuclear ou nucleoplasma. A membrana externa, que é separada da membrana interna pelo espaço perinuclear, tem composição muito semelhante à do RE, onde estão presentes os ribossomos, *e a ele é* contínua. Este envoltório é considerado uma porção do RE diferenciada localmente. As proteínas produzidas nesta região são transportadas para o espaço perinuclear. A membrana interna contém proteínas específicas que servem de sítio de união com a lâmina nuclear, a qual, constituída por filamentos intermediários e proteínas, tem como função dar forma e estabilidade ao envoltório nuclear. Este apresenta poros (Figs. 2.56 a 2.58) que permitem a passagem de algumas substâncias (geralmente, moléculas maiores que 60.000 Daltons não atravessam os poros). Cada poro é um canal de 30 a 100 nm de diâmetro e 15 nm de comprimento, aproximadamente, apresentando uma estrutura elaborada conhecida como complexo do poro nuclear, no qual estão presentes proteínas com arranjo octogonal. Estudos realizados têm mostrado que os poros podem alterar de tamanho. A disposição e o tamanho dos poros podem também variar com o grupo taxonômico.

No nucleoplasma está presente a cromatina constituída por DNA, que contém as informações genéticas e grandes quantidades de proteínas básicas denominadas histonas. A cromatina tem aspecto filamentoso ou granular antes da divisão e fica ligada à lâmina nuclear. Durante o processo da divisão nuclear, a cromatina condensa-se, constituindo os cromossomos. Dentro do nucleoplasma, numa célula que não está em divisão, é também discernível o nucléolo, estrutura geralmente globulosa, onde estão presentes alças de DNA que saem dos cromossomos e grande quantidade de RNA e proteínas. Essas alças de DNA são as regiões organizadoras do nucléolo, onde se formam as subunidades dos ribossomos.

Nos organismos diplóides, o núcleo tem dois nucléolos, um para cada lote de cromossomos. Entretanto, os nucléolos podem fundir-se, constituindo uma estrutura única maior. A quantidade e, ou, o tamanho dos nucléolos de certo modo refletem a atividade celular, pois indicam que subunidades de ribossomos estão sendo elaboradas para a síntese protéica.

Do citossol para o núcleo passam, através dos poros, principalmente histonas, proteínas ácidas, polimerases (DNA e RNA polimerases) e proteínas reguladoras dos genes. As macromoléculas geralmente são transportadas com gasto de energia. Do núcleo para o citossol passam RNAt, RNAm e as duas subunidades do RNA ribossômico (RNAr).

A célula apresenta, geralmente, um único núcleo, porém, em alguns tipos celulares, como os encontrados em laticíferos, podem estar presentes vários núcleos. Durante o desenvolvimento dos elementos condutores há degeneração do núcleo. Dois tipos de degeneração são reconhecidos: o picnótico e o cromatolítico. No picnótico resta material nuclear e no cromatolítico não. Nos elementos de tubo crivado dos táxons primitivos normalmente ocorrem os dois tipos e, nos dos táxons derivados, apenas o cromatolítico.

Função do núcleo

O núcleo controla todas as atividades da célula, pois determina quais proteínas devem ser produzidas e quando isso deve acontecer, regulando assim todo o metabolismo celular.

É responsável pela formação de todos os ribossomos da célula, à exceção dos presentes nos plastídios e mitocôndrias.

No núcleo está contido o genoma nuclear, que é responsável pela maior parte da informação genética da célula. Embora os plastídios e as mitocôndrias tenham seu próprio genoma, que codifica algumas de suas proteínas, as demais são codificadas por genes nucleares; o desenvolvimento destas organelas requer uma expressão coordenada dos dois compartimentos.

Leitura Complementar

ALBERTS, B.; BRAY, D.; LEWIS, J.; RAFR M.; ROBERTS, K.; WATSON, J. D. **The molecular biology of the ccll.** 3. ed. New York: Gariand Publishing, 1994.

BOWES, B. G. **A color atlas of plant structure.** Ames: lowa State University Press, 1996.

BUCHANAN, B.; GRUISSEM, W.; JONES. R. **Biochemistry and molecular biology of plants.** Maryland: American Society of Plant Physiologists, 2000.

DICKISON, W. C. **Integrative plant anatomy.** San Diego: Harcourt Science and Technology Co./Academic Press, 2000.

FOSKET, D. E. **Plant growth and development: a molecular approach.** San Diego: Academic Press, 1994.

HOPKINS, W. G. **Introduction to plant physiology.** New York: John Wiley & Sons, 1995.

MAUSETH, J. D. **Botany: an introduction to plant biology.** 2. ed. Philadelphia: Sauders College Publishing, 1995.

RAVEN, R H.; EVERT, R. F; EICHORN, S. E. **Biology of plants.** 6. ed., New York: W. H. Freeman and Co., 1999.

Leitura Consultada

ALBERTS, B.; BRAY, D.; LEWIS, J.; RAFF, M.; ROBERTS, K.; WATSON, J. D. **The molecular biology of the cell.** 3. ed. New York: Gariand Publishing, 1994.

APOSTOLAKOS, R; GALATIS, B. Microtubule and actin filament organization during stomatal morphogenesis in the fern *Asplenium nidus.* II. Guard cells. **New Phytol**., v. 141, p. 209-223, 1999.

ASSMANN, S. M.; BASKIN, T. I. The function of guard cells does not require an intact array of cortical microtubules. **J. Exp. Bot**, v. 49, p. 163-170, 1998.

BATTEY, N. H.; JAMES, N. C.; GREENLAND, A. J.; BROWNLEE, C. Exocytosis and endocytosis. **Plant Cell,** v. 11, p. 643-659, 1999.

BOLLER, T.; WIEMKEN, A. Dynamics of vacuolar compartmentation. **Annu. Rev. Plant Physiol.**, v. 37, p. 137-164, 1986.

BRETT, C T.; WALDRON, K. W **Physiology and biochemistry of plant cell walls.** 2 ed. London: Chapman & Hall, 1996.

BUCHANAN, B.; GRUÍSSEM, W.; JONES. R. **Biochemistry and molecular biology of plants.** Maryland: American Society of Plant Physiologists, 2000.

BURGER, L. M.; RICHTER, H. G. **Anatomia da madeira.** São Paulo: Nobel, 1991.

BURGESS, J. **An introduction to plant cell development.** Cambridge: Cambridge University Press, 1985.

COSGROVE, D. J. Enzymes and other agents that enhance cell wall extensibility. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.,** v. 50, p. 391-417, 1999.

CURTIS, H.; BARNES, N. S. **Invitation to biology.** 5. ed. New York: Worth Publishers, 1994.

D1CKISON, W. C. **Integrative plant anatomy.** San Diego: Harcourt Science and Technology Co./Academic Press, 2000.

DOUCE, R. **Mitochondria in higher plants:** structure, function, and biogenesis. London: Academic Press, 1985.

DRIOUICH, A.; FAYE, L.; STAEHELIN, A. The plant Golgi apparatus: a factory for complex polysaccharides and glycoproteins. **TIBS,** v. 18, p. 210-214. 1993.

DURAND, M.; FAVARD, R **A célula.** Tradução A. Yazbebek Júnior. São Paulo: Editora Edgard Blücher/ Editora da Universidade de São Paulo, 1972.

FOSKET, D. E. **Plant growth and development: a molecular approach.** San Diego: Academic Press, 1994.

HOPKINS, W. G. **Introduction to plant physiology.** New York: John Wiley & Sons, 1995.

HUANG, A. H.; TRELEASE, R. N.; MOORE JR., T. S. **Plant peroxissomes.** New York: Academic Press, 1983.

LUCA, W. J. Plasmodesmata; intercelular channels for macromolecular transport in plants. **Curr. Opin. Cell Biol.,** v. 7, p. 673-679, 1995.

MARTY, E Plant vacuoles. **Plant Cell,** v. 11, p. 587-599, 1999.

MAUSETH, J. D. **Botany: an introduction to plant biology.** 2.ed. Philadelphia: Sauders College Publishing, 1995.

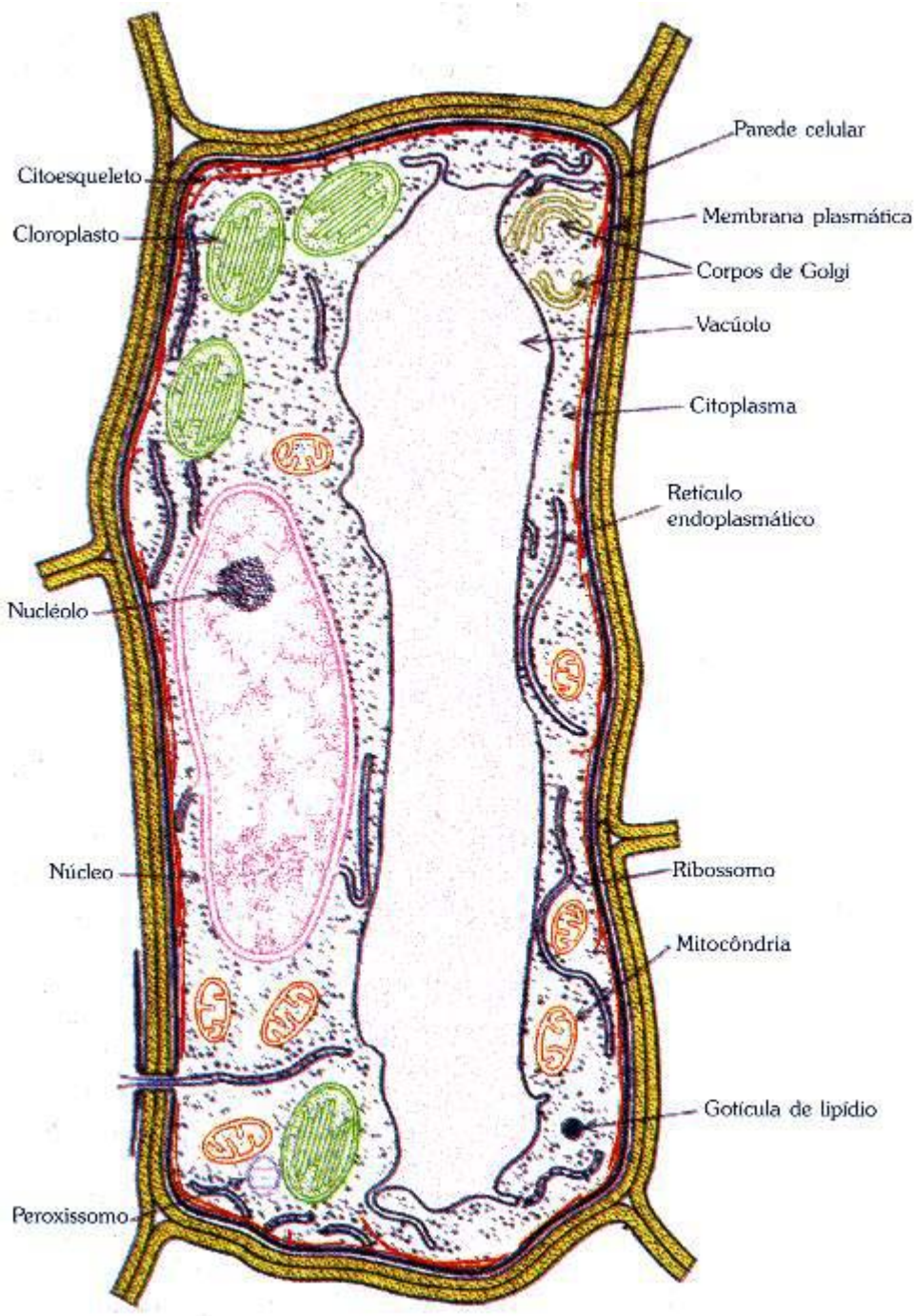
NICK, R Signaling to the microtubular cytoskeleton in plants. **Inter. Rev. Cytol.,** v.184, p.33-80, 1998.

QUADER, H.; LIEBE, S. Actin filament-independent formation of tubular endosplasmic reticulurn in onion epidermis cells. **J. Plant Physiol.,** v. 145, p 71-77, 1995.

RAVEN, R H.; EVERT, R. E; EICHORN, S. E. **Biology of plants,** 6. ed., New York: W. H. Freeman and Co., 1999.

ROBINSON, D. G.; GALILI, G.; HERMAN, E.; HILLMER, S. Tropical aspects of vacuolar protein transport: autophagy and prevacuolar compartments. **J. Exp. Bot**., v. 49, p. 1263-1270, 1998.

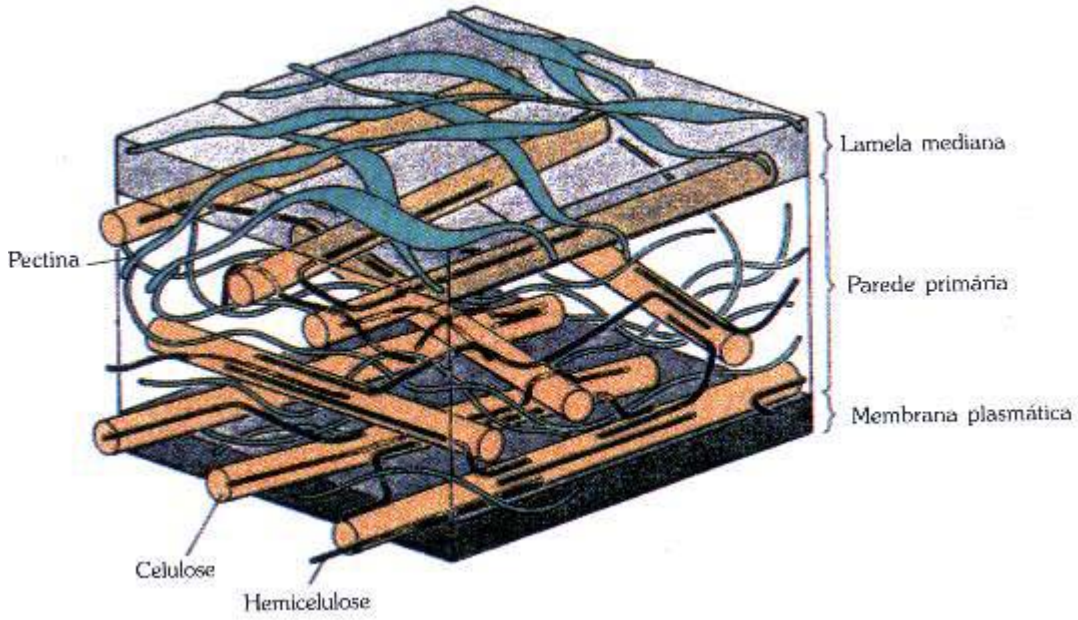
TREIBER, E. Die Chemie der Planzenllwand - ein Beitrag zur Morphologie. Berlin: Physik, Chemie und Technologie der Cellulosse und ihrer Begleiter, 1957.



Fonte: modificado de Durand e Favard, 1972.

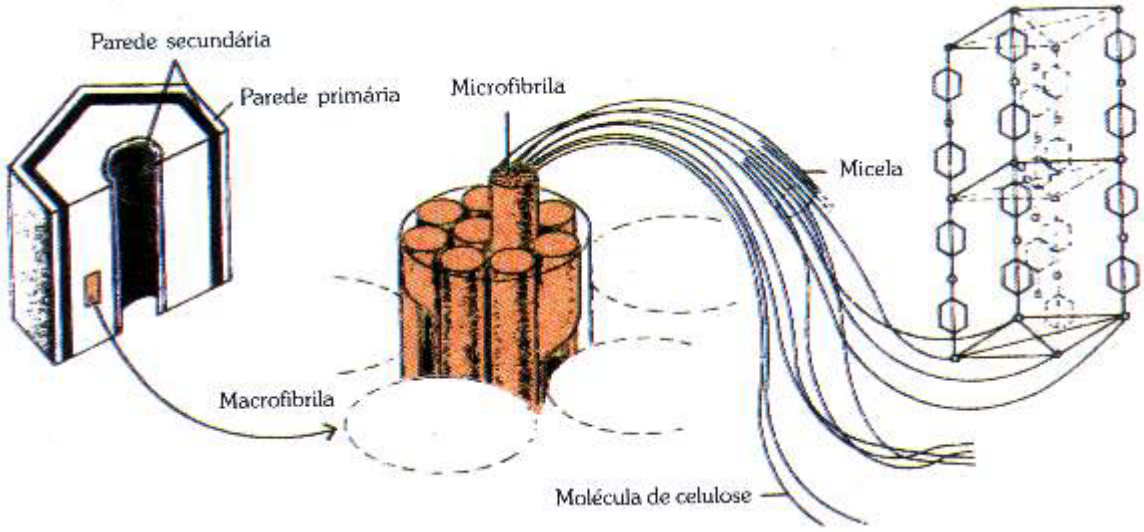
Figura 2.1 - Esquema de uma célula vegetal secionada longitudinalmente. A parede celular envolve a membrana plasmática, a qual, por sua vez, envolve o citoplasma, o núcleo e demais organelas. No citoplasma estão presentes o vacúolo, os plastídios, as mitocôndrias, os microcorpos, o complexo de Golgi (corpos de Golgi ou dictiossomos) e o retículo endoplasmático, bem como o citoesqueleto e os ribossomos.

Figura 2.2 - Célula da bainha Kranz de folha de *Remirea marítima.* A parede (P) reveste externamente a membrana plasmática (MP). No citoplasma observam-se vários cloroplastos (Cl), mitocôndrias (Mi) e vacúolos (V), além do retículo endoplasmático (RE), do núcleo (N) e do nucléolo (Ne). 32.000 X.



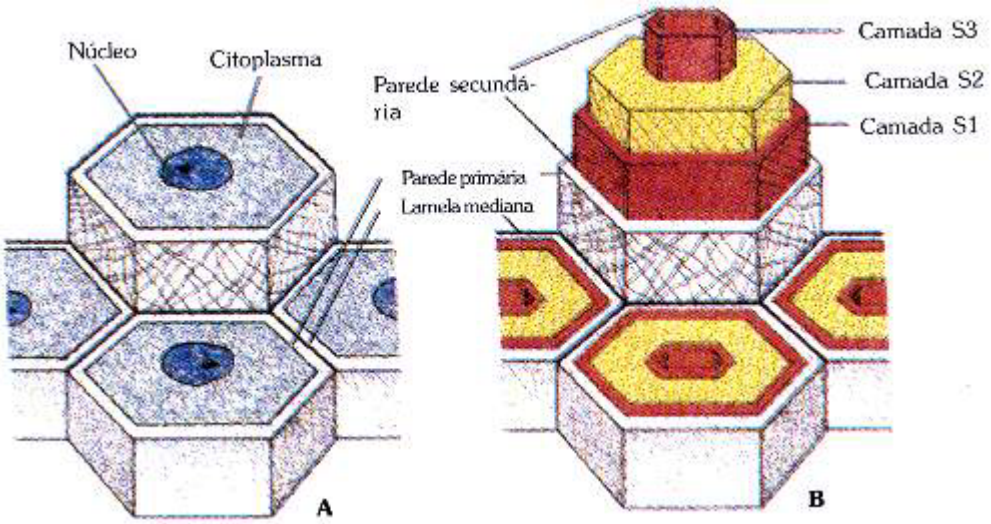
Fonte: modificado *de* Fosket, 1994.

Figura 2.3 - Esquema da composição da parede celular. A estrutura fundamental da parede celular é representada por microfibrilas de celulose, a qual é interpenetrada por uma matriz contendo polissacarídeos não-celulósicos: hemiceluloses e pectinas.



Fonte: modificado de Raven et al., 1999.

Figura 2.4 - Esquema da estrutura da parede celular. As paredes primária e secundária são constituídas por macrofibrilas (observadas ao microscópio de luz), que por sua vez são formadas por microfibrilas (observadas ao microscópio eletrônico). As microfibrilas são compostas de moléculas de celulose, que em determinados pontos mostram um arranjo organizado (estrutura micelar), o que lhes confere propriedade cristalina.



Fonte: modificado de Raven et al., 1999.

Figura 2.5 - Esquema do arranjo das microfibrilas na parede celular. A - Parede primária. B - Paredes primária e secundária. Na parede primária, as microfibrilas de celulose mostram um arranjo entrelaçado; na parede secundária, o arranjo das microfibrilas é ordenado. As camadas da parede secundária são designadas respectivamente por S_1 S_2 e S_3, levando-se em consideração a orientação da deposição das microfibrilas, que varia nas diferentes camadas.

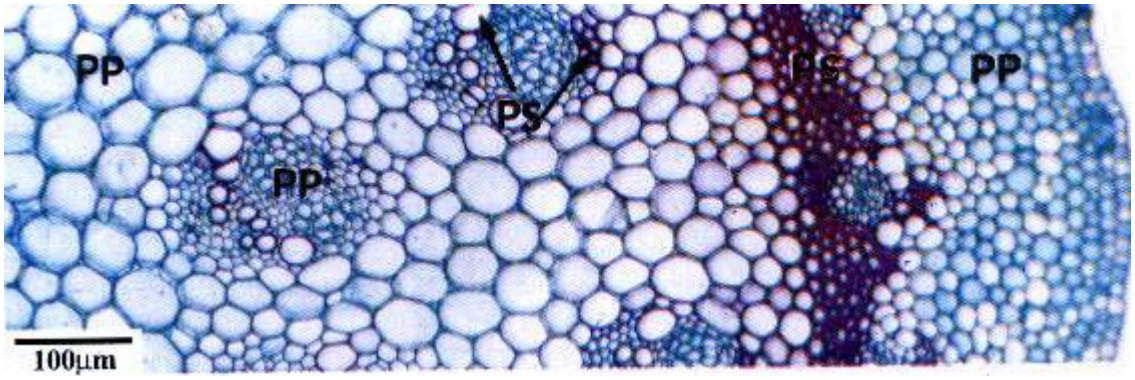


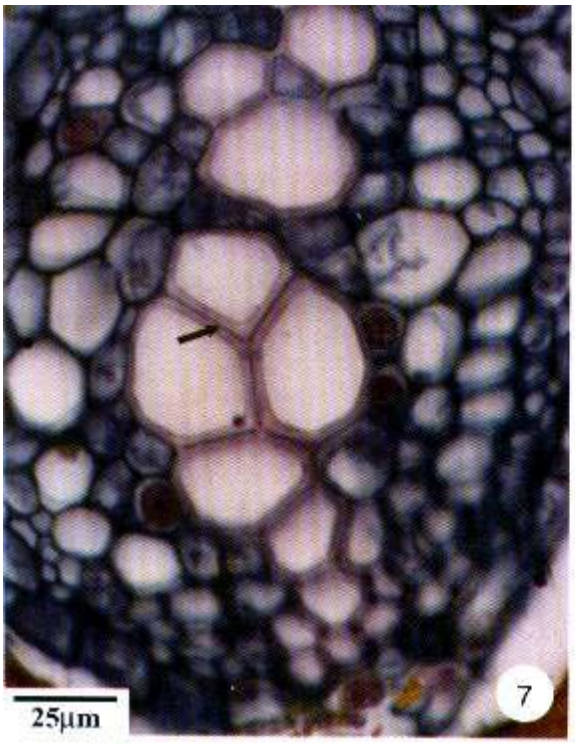
Figura 2.6 - Células com parede primária (PP) e células com parede primária e secundária (PS). Comparativamente, as paredes primárias são mais finas que as paredes primária e secundária (Escapo floral de lírio-amarelo – *Hemerocallis flava,* em corte transversal).

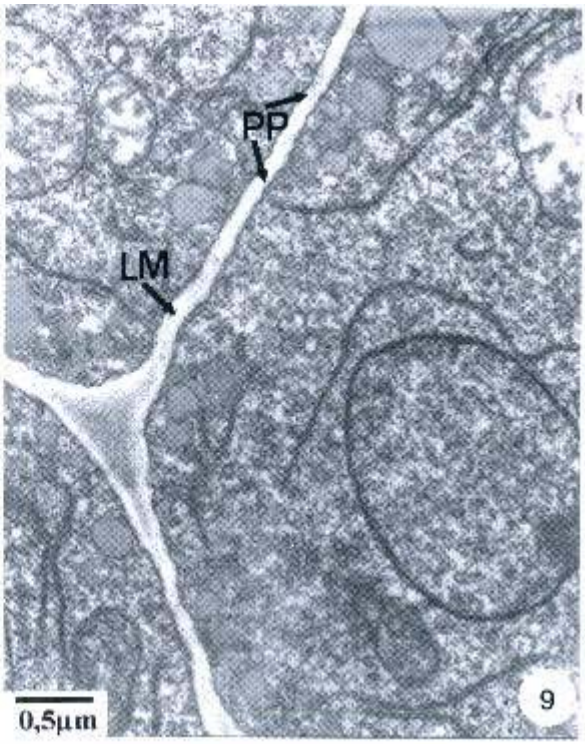
Figura 2.7 - Lamela mediana (seta). (Sistema vascular do caule de *Microgramma squamulosa,* em corte transversal).

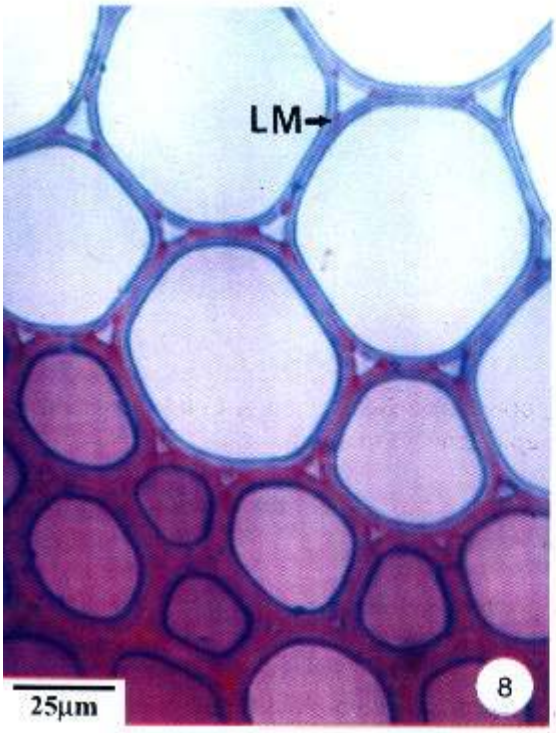
Figura 2.8 - Células com paredes em início de lignificação, a qual ocorre a partir da lamela mediana (LM) (Escapo floral de lírio-amarelo – *Hemerocalüsflaua,* em corte transversal).

Figura 2.9 - Parte de células adjacentes com paredes primárias (PP) e lamela mediana (LM) *(Vigna unguiculata*).

Figura 2.10 - Detalhe das paredes primárias (PP) e lamela mediana (LM), em células adjacentes (*Eucalyptus urophylla* x *E. grandis).*


25µm
7


PP
LM
0,5µm
9


LM
25µm
8

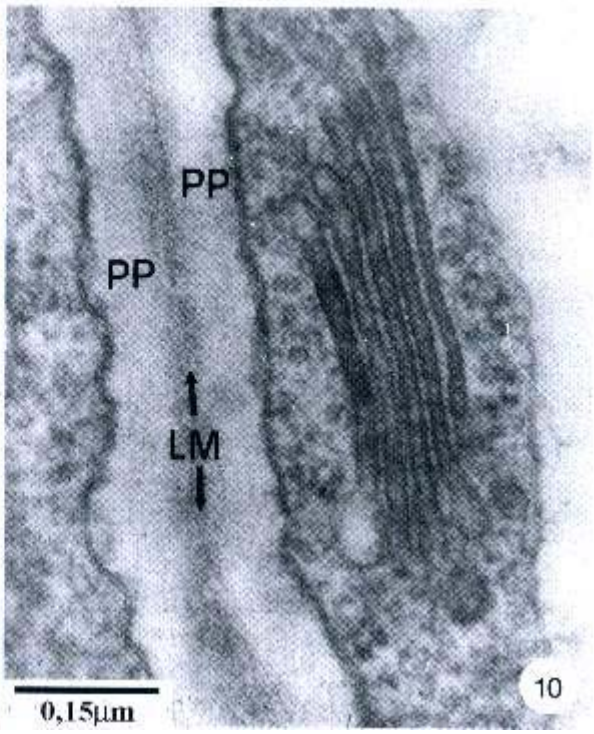
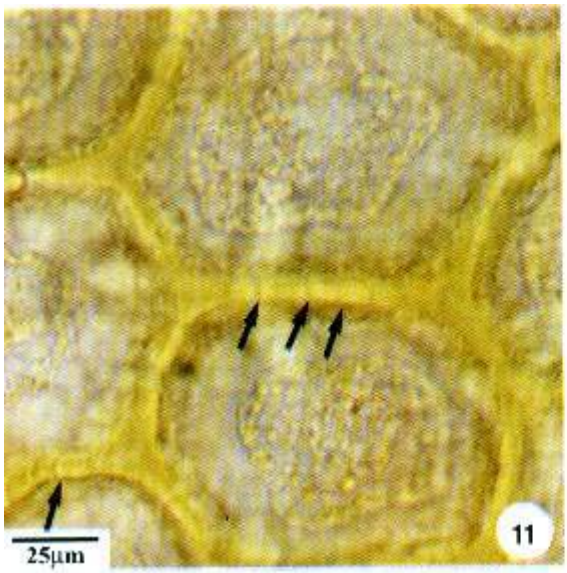

PP
PP
LM
0,15µm
10

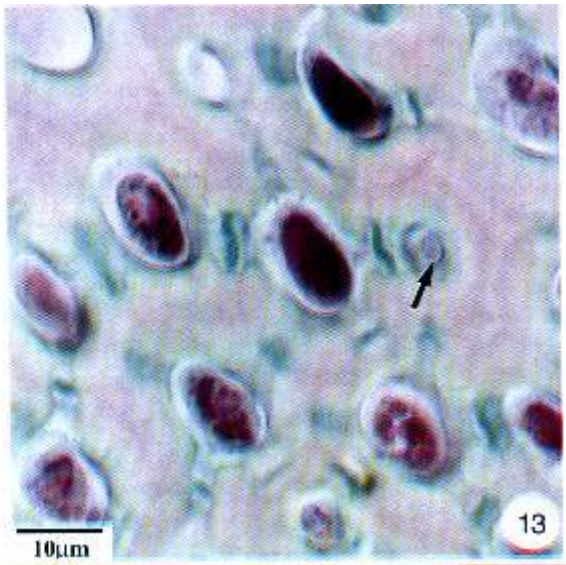
Figura 2.11 - Células epidérmicas com campos de pontoação (setas), em vista lateral (Fruto de tomate - *Solanum l*ycopersicum, com epiderme destacada).

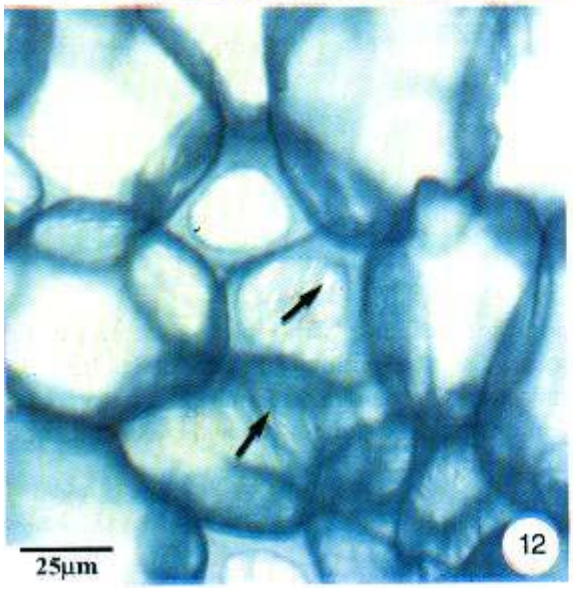
Figura 2.12 - Células parenquimáticas com campos de pontoação (setas), em vista frontal (Caule do cacto *Cipocerus cipoensis,* em corte transversal).

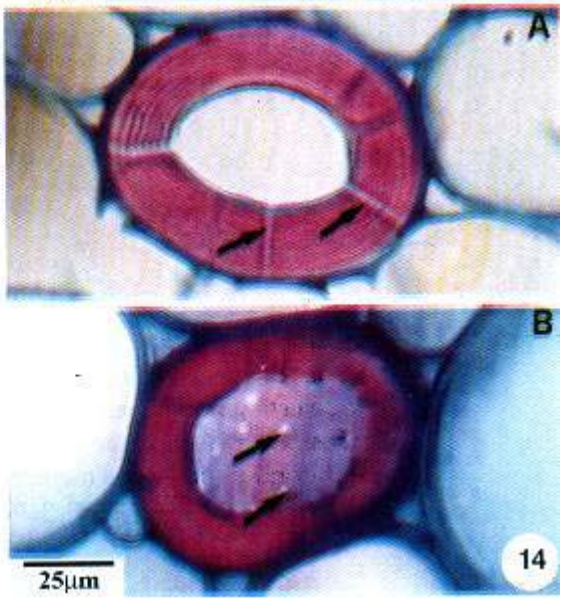
Figura 2.13 - Células do endosperma com campo de pontoação (seta), em vista frontal (Semente de tamareira - *Phoenix dactilifera,* em corte transversal).

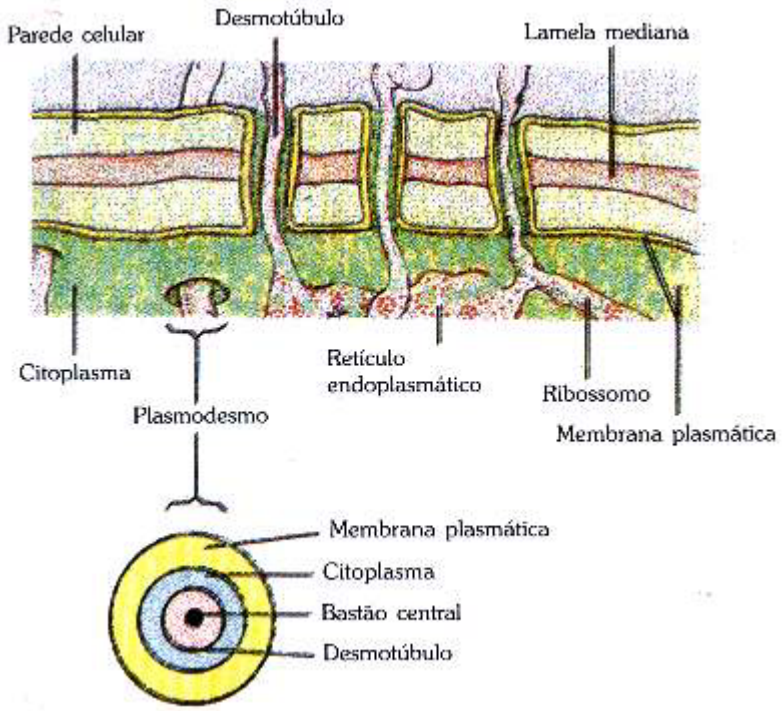
Figura 2.14 - Esclereídes com pontoações simples. A - Pontoações simples (setas), em vista lateral. Observa-se a nítida larnelação da parede e o canal da pontoação. B - Pontoações simples (setas), em vista frontal (Folha de *Miconia* sp., em corte transversal).


25µm
11


10µm
13

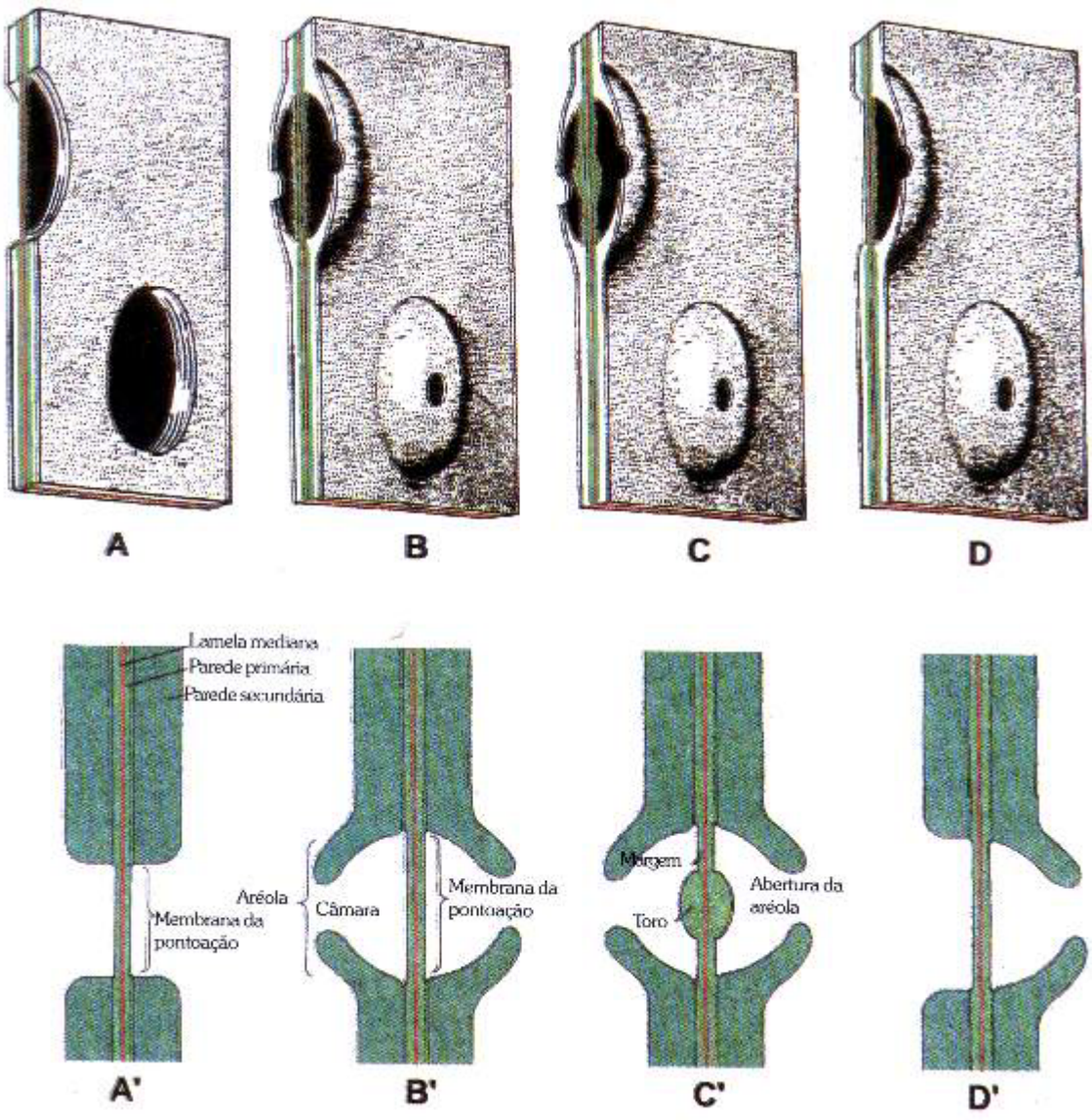

25µm
12


A
B
25µm
14



Fonte: modificado de Curtis e Barnes, 1994.

Figura 2.15 - Esquema da constituição dos plasmodesmos. Cada plasmodesmo é composto de cordões de citoplasma e de uma porção do retículo endoplasmático (desmotúbulo), que se estreita no canalículo que atravessa a parede de cada uma das células adjacentes. O corte transversal do plasmodesmo evidencia o bastão central, que corresponde à união das membranas do desmotúbulo.



Fonte: A-D modificado de Burger-Richter, 1991 e Preston in Treiber, 1957.
A'-D' modificado de Mauseth, 1995.

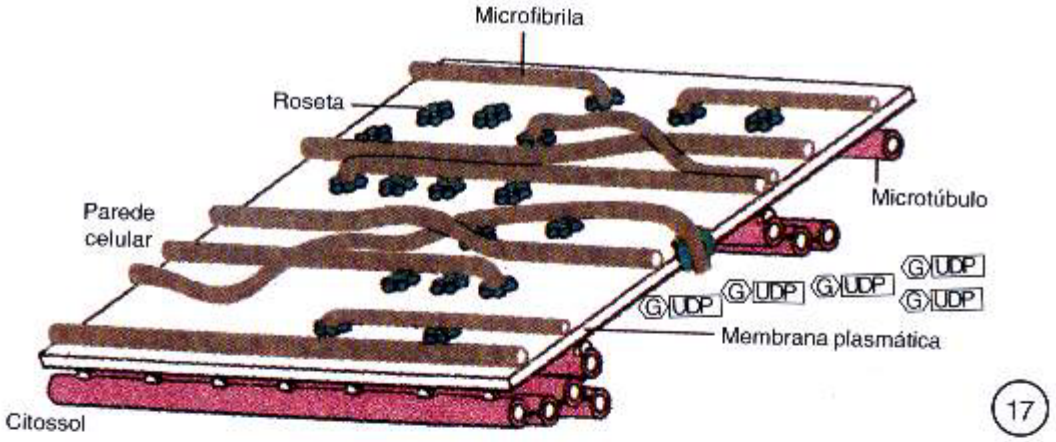
Figura 2.16 - Esquema de alguns tipos de pontoação. A-D - Vistas frontal e em corte. A'-D' – Vista em corte. A, A - Par de pontoação simples. B, B' - Par de pontoação areolada. C, C' - Par de pontoação areolada com toro. D, D' - Par de pontoação semi-areolada.

Fonte: modificado de Fosket, 1994.

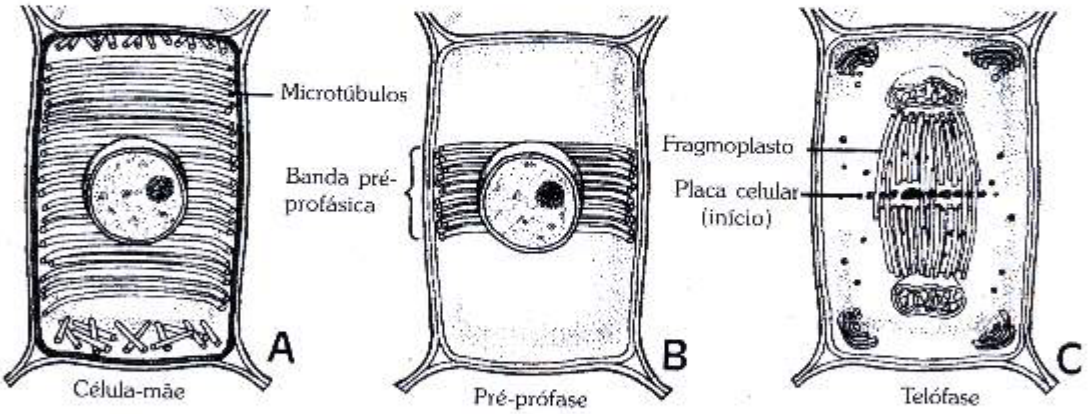
Figura 2.17 - Esquema da síntese das microfibrilas de celulose. As enzimas do complexo celulose-sintase dispõem-se como rosetas na membrana plasmática, formando a microfibrila de celulose a partir de glicose uridinadifosfato (GUDP). Os microtúbulos situados por dentro da membrana plasmática, no citossol, orientam a formação das microfibrilas.

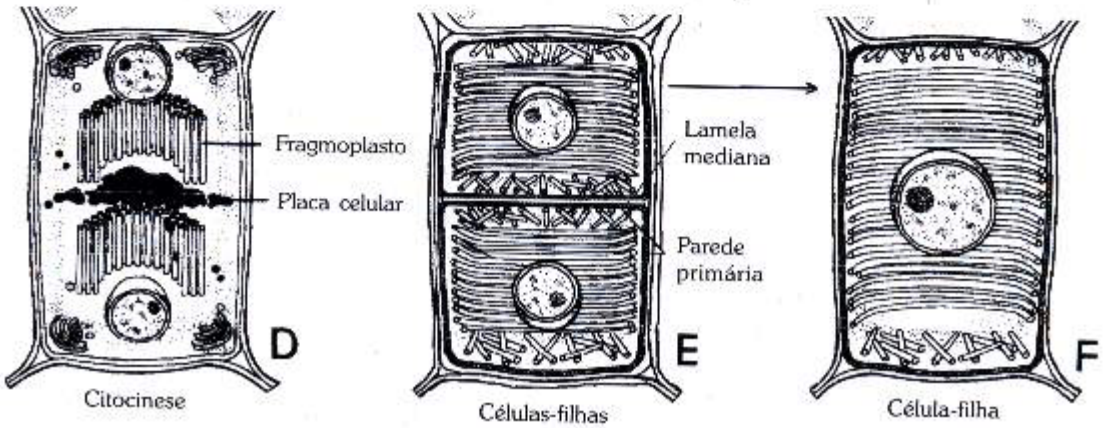
Fonte: modificado de Raven et al., 1999.

Figura 2.18 - Esquema da formação da parede celular durante a divisão da célula. Estão representadas apenas algumas etapas da divisão celular. A – Célula-mãe. B - Formação da banda da pré-prófase. C - Formação do fragmoplasto e da placa celular na telófase. D - Placa celular já formada na citocinese. E - Células-filhas com a parede primária recém-formada e a lamela mediana. F - Célula-filha com a parede expandida.


Microfibrila
Roseta
Parede celular
Microtúbulo
G UDP
G UDP
G UDP
G UDP
G UDP
Membrana plasmática
Citossol

17


Microtúbulos
Banda pré-profásica
Fragmoplasto
Placa celular (início)
A
Célula-mãe
B
Pré-prófase
C
Telófase


Fragmoplasto
Placa celular
Lamela mediana
Parede primária
D
Citocinese
E
Células-filhas
F
Célula-filha

18

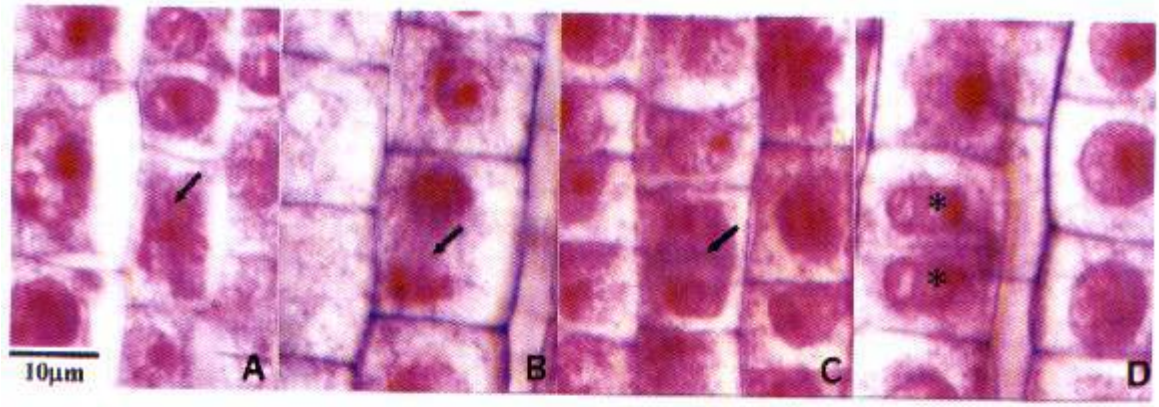
Figura 2.19 - Detalhe de algumas etapas da divisão celular. A - Metáfase com os cromossomos (seta) na placa equatorial. B - Anáfase com as fibras do fuso (seta). C - Telófase com o fragmoplasto e a placa celular (seta). D - Citocinese com duas células-filhas recém-formadas (*) (Raiz de cebola – *Allium cepa,* em corte longitudinal).

Fonte: modificado de Raven et ai., 1999.

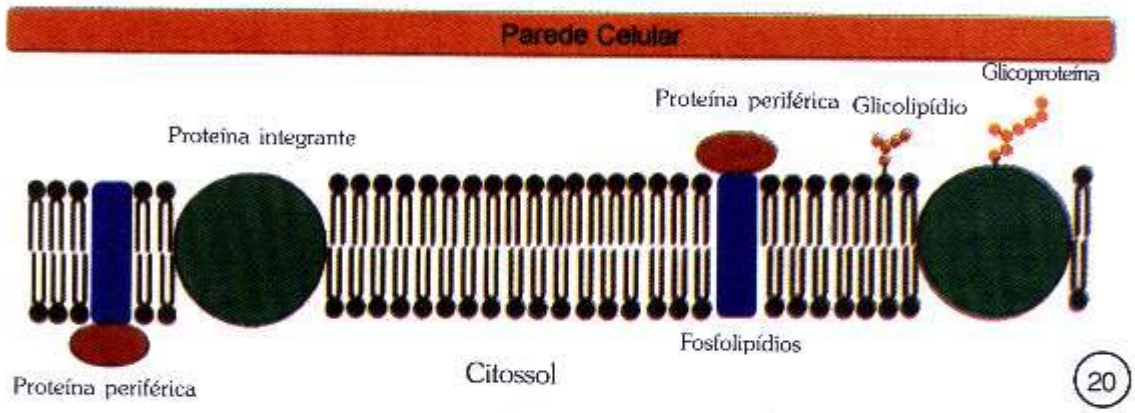
Figura 2.20 - Esquema da estrutura da membrana plasmática. A camada bilipídica contém proteínas integrantes e periféricas e alguns carboidratos ligados às proteínas ou lipídios.

Fonte: modificado de Raven et ai., 1999.

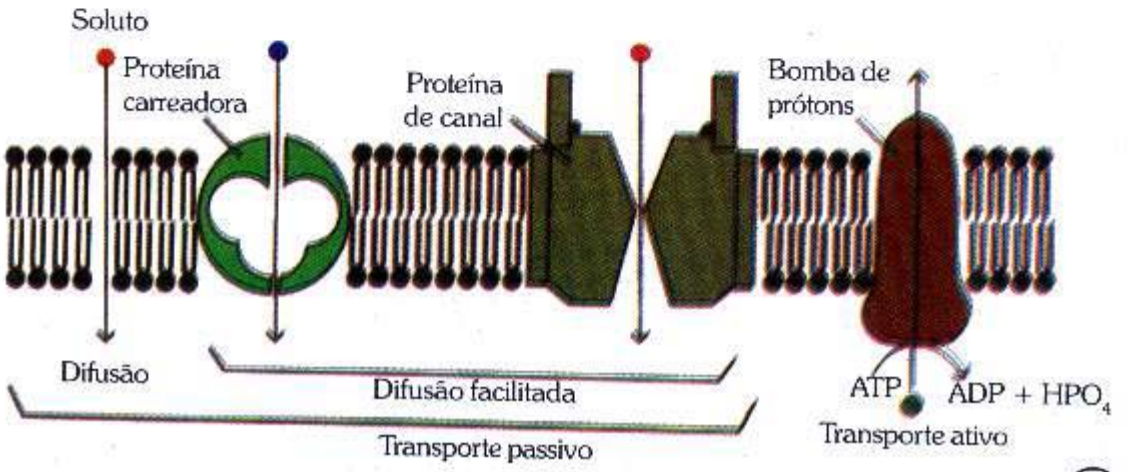
Figura 2.21 - Esquema dos tipos de transporte que ocorrem na membrana plasmática. O transporte pode ser passivo (a favor de um gradiente de concentração ou eletroquímico) ou ativo (contra um gradiente de concentração ou eletroquímico). O transporte passivo ocorre por difusão simples, na qual as moléculas não-polares, como O_2 e CO_2, e pequenas moléculas polares e sem carga, como a H_2O, passam diretamente. Pode ocorrer também por difusão facilitada, que se dá através de uma proteína carreadora, que se liga ao soluto sofrendo uma mudança na sua configuração, ou de uma proteína de canal que permite a passagem de determinados solutos, como os íons de Ca^+ ou K^+, através de poros preenchidos com água. O transporte ativo necessita de energia para possibilitar a passagem de solutos e nos vegetais ocorre na bomba de prótons. Esta energia é geralmente fornecida pela hidrólise da molécula de ATR


10µm
A
B
C
D

19


Parede Celular
Glicoproteína
Proteína periférica
Glicolipídio
Proteína integrante
Fosfolipídios
Proteína periférica
Citossol

20

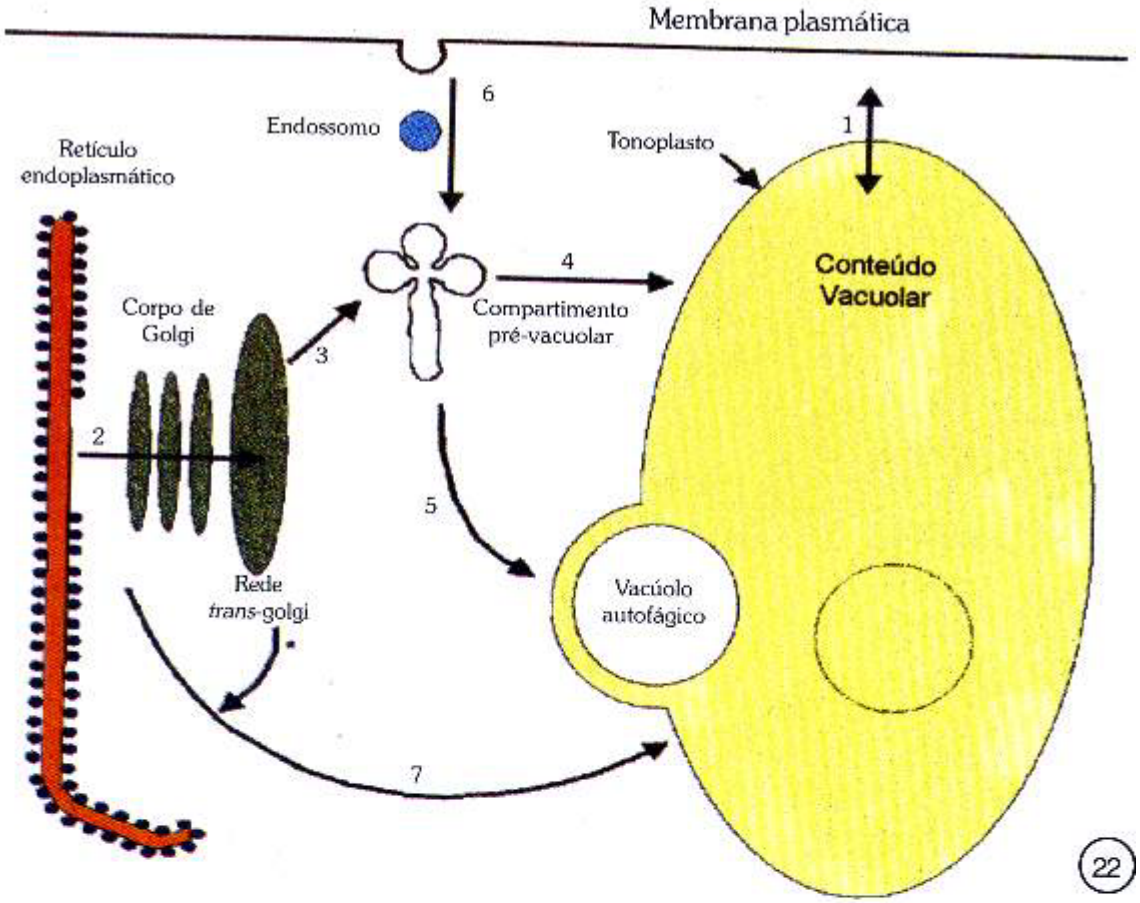

Soluto
Proteína carreadora
Proteína de canal
Bomba de prótons
Difusão
Difusão facilitada
Transporte passivo
ATP
ADP + HPO4
Transporte ativo

21

Fonte: modificado de Marty, 1999.

Figura 2.22 - Esquema das vias de transporte no complexo vacuolar. O vacúolo está envolvido: no transporte de íons e solutos através do tonoplasto (1), entrada e transporte da secreção, envolvendo o retículo endoplasmático e o corpo de Golgi (2); distribuição das proteínas vacuolares da rede *trans*-Golgi para o compartimento pré-vacuolar (3); transporte do compartimento pré-vacuolar para o vacúolo (4); autofagia do citoplasma pelo vacúolo (5); endocitose (6); e transporte do retículo endoplasmático para o vacúolo, mas com acréscimo de material do corpo de Golgi (7).

Figura 2.23 - Célula de *Remiria marítima.* Podem ser vistos vacúolo (V) conspícuo, cloroplastos (Cl) e mitocôndrias (Mi), além de vários plasmodesmos (setas) nos campos de pontoação das paredes de células adjacentes. (Folha.) 13.500 X.


Membrana plasmática
Endossomo
6
Tonoplasto
1
Retículo endoplasmático
Corpo de Golgi
3
4
Compartimento pré-vacuolar
Conteúdo Vacuolar
2
5
Rede trans-golgi
Vacúolo autofágico
7
22

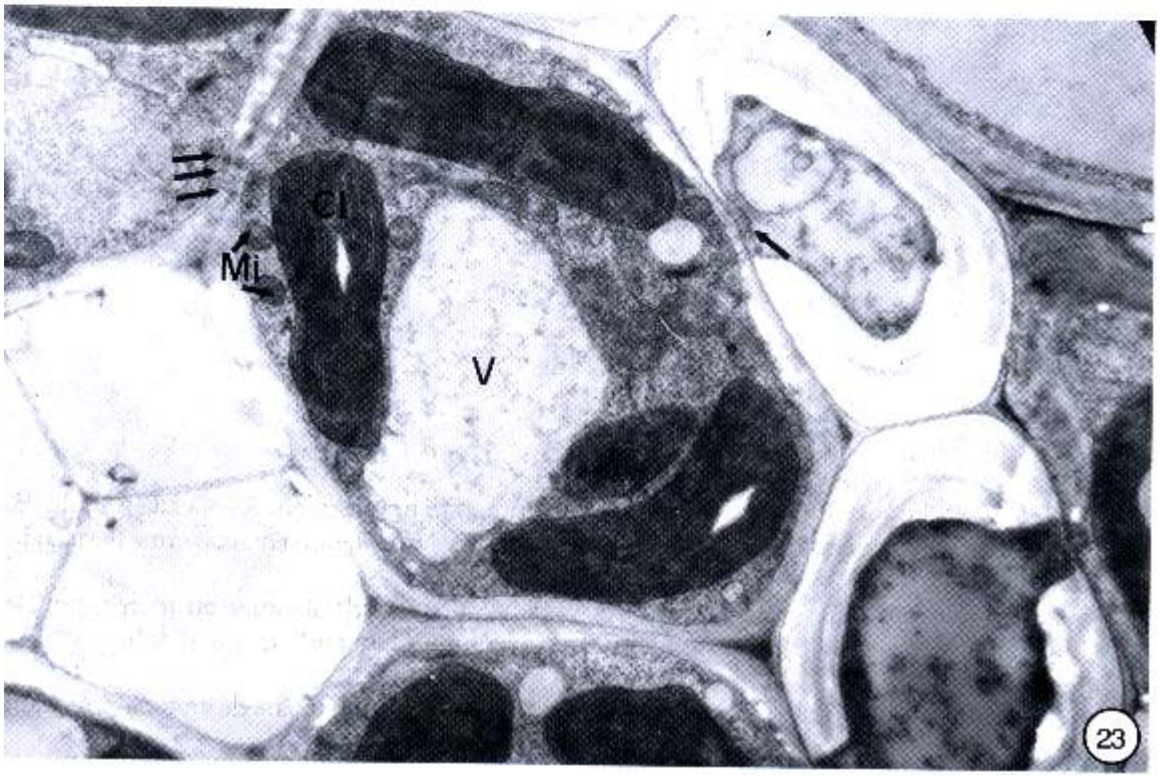
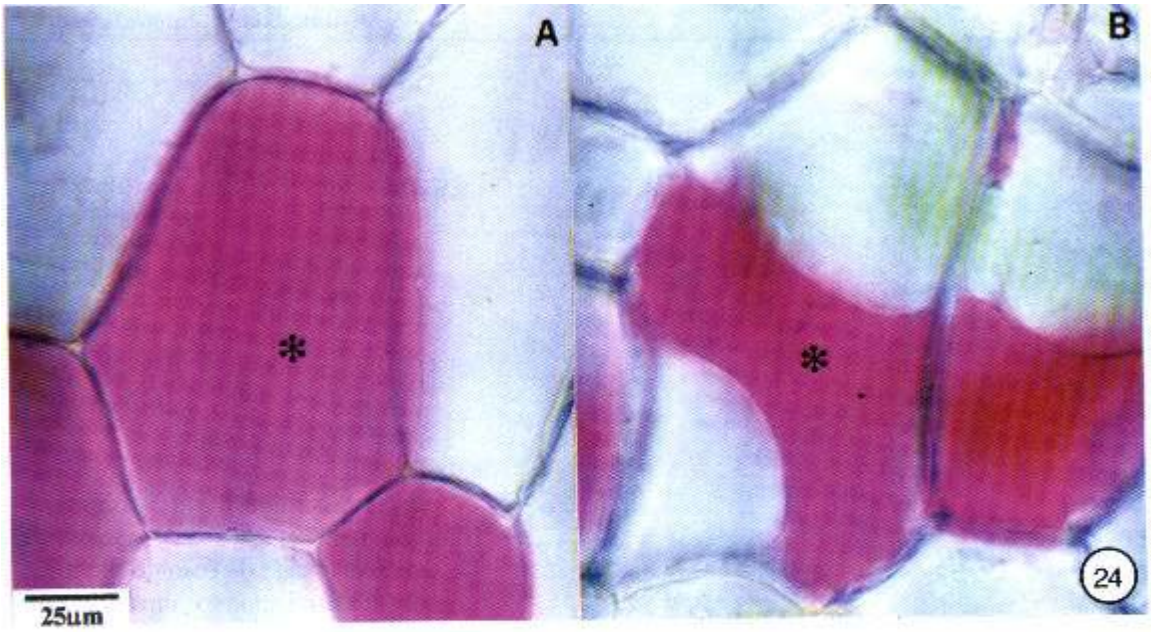
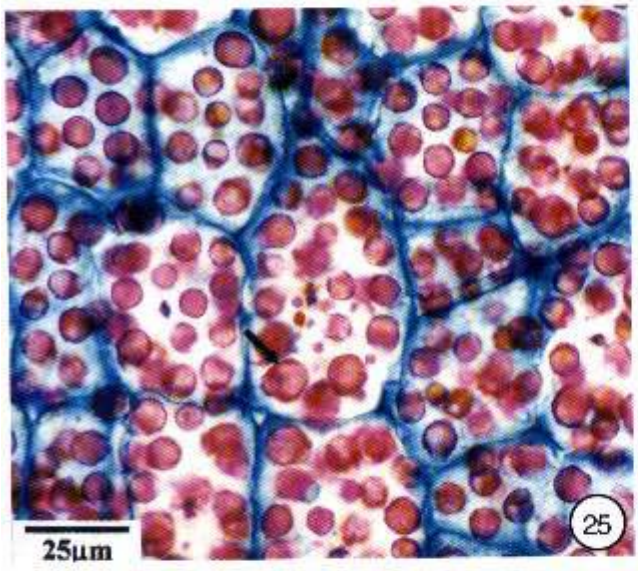

Cl
Mi
V
23

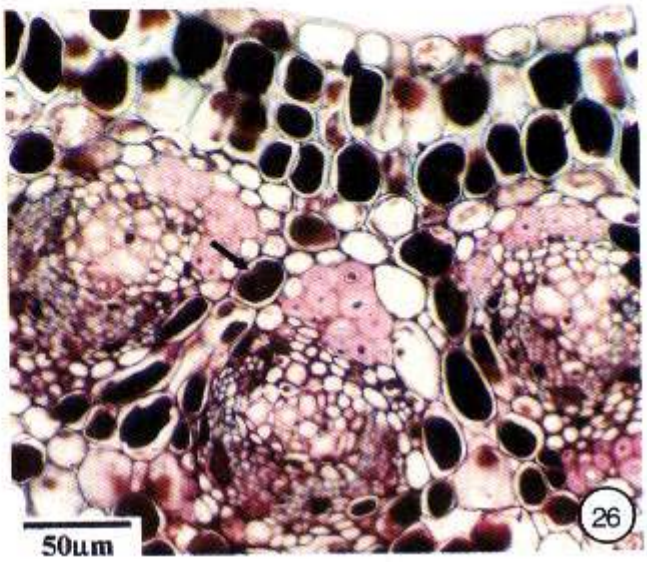
Figura 2.24 - Células epidérmicas com vacúolo (*) contendo antocianina. A - Célula túrgida. B - Célula plasmolisada (Folha de barco-de-moisés – *Rhoeo discolor,* epiderme destacada).

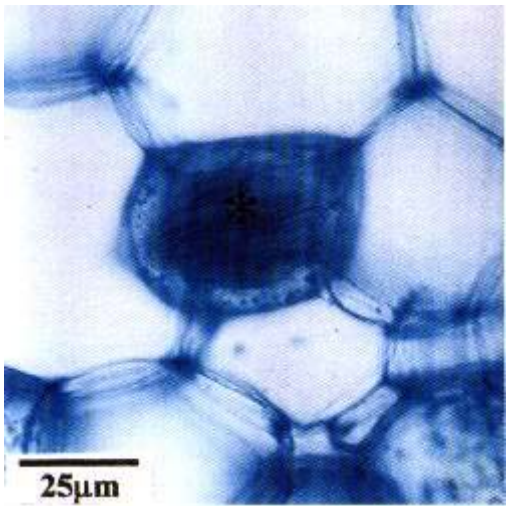
Figura 2.25 - Células do endosperma com vacúolos contendo grãos de aleurona ou reserva protéica (seta) (Semente de mamona – *Ricinus communis,* em corte longitudinal).

Figura 2.26 - Células com vacúolo contendo substâncias fenólicas (seta) (Folha de erva-de-passarinho – *Struthanthus vulgaris,* em corte transversal).


A
B
25µm
24


25µm
25


50µm
26



2.27 – Célula parenquimática com vacúolo contendo ráfides (*). Os cristais são aciculares (Folha de comigo-ninguém-pode – *Diffenbachia* sp., em corte transversal).

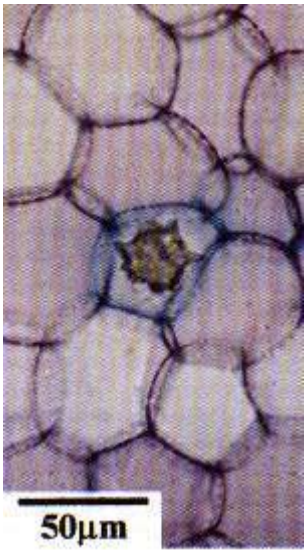


Figura 2.28 – Célula parenquimática com vacúolo contendo drusa (Caule de *Pilea cardierei,* em corte transversal).

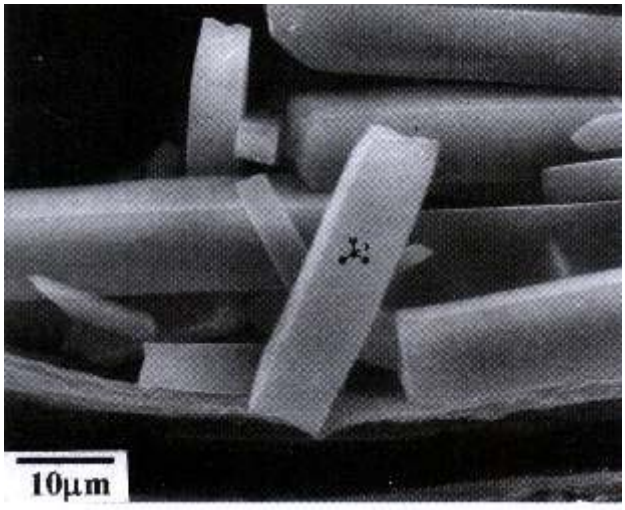
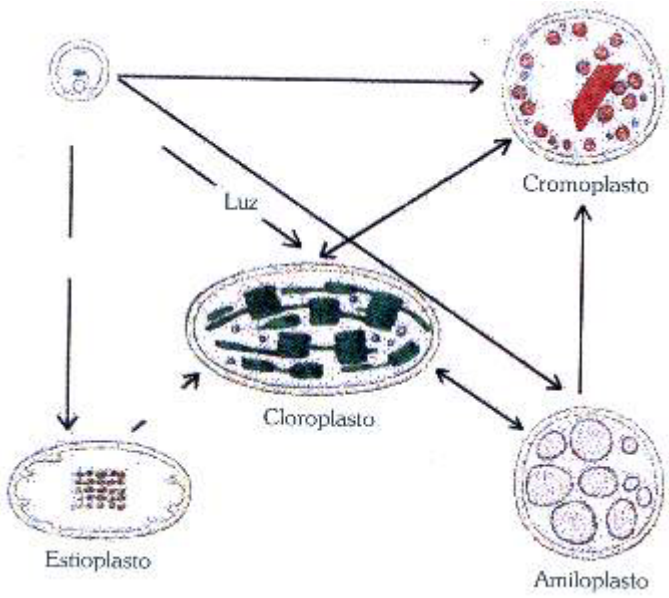
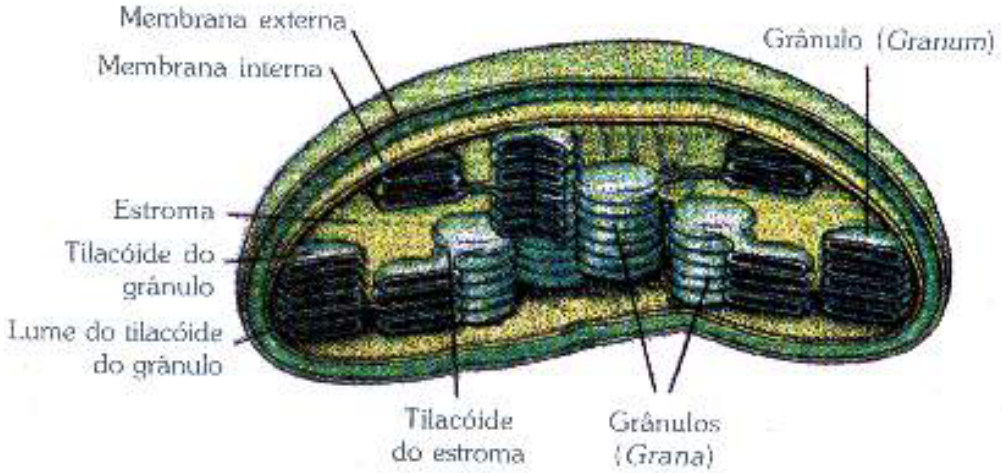


Figura 2.29 - Cristais prismáticos no vacúolo *(Andradea floríbunda*)



Modificado de Raven et ai., 1999.

2.30 - Esquema dos diferentes tipos de plastídio, sua formação e interconversão. Na presença de luz, o proplastídio transforma-se em cloroplasto; na ausência desta, origina o estioplasto. O proplastídio pode dar origem ao amiloplasto e ao cromoplasto na presença ou ausência de luz. O cloroplasto pode se transformar em amiloplasto e cromoplasto e vice-versa. O amiloplasto transforma-se em cromoplasto, mas não ocorre o inverso.



Fonte: modificado de Curtis e Barnes, 1994.

Figura 2.31 – Esquema de um doroplasto secionado longitudinalmente; uma das metades foi eliminada. O envoltório do cloroplasto é constituído por duas membranas de natureza lipoprotéica: membrana externa e membrana interna. Apresenta uma matriz denominada estroma e um conjunto de membranas chamadas de tilacóides, que podem se empilhar, constituindo os tilacóides do grânulo (granum) ou percorrer o estroma – tilacóides do estroma, interligando os grânulos (*grana*)

Figura 2.32 - Cloroplastos (setas) da folha de lírio-amarelo *(Hemerocallis flava),* em corte transversal.

Figura 2.33 – Cloroplasto da folha de *Gomphrena macrocephalla.* O envoltório (E) é formado por duas membranas lipoprotéicas (não discerníveis na Figura); o estroma (Es) contém plastoglóbulos (Pg) e é percorrido por tilacóides, que no grânulo (G) se dispõem em pilha. 15.000 X.

Figura 2.34 – Parte de dois cloroplastos de planta com fotossíntese *Cq*. As setas indicam o retículo periférico, representado por um sistema de túbulos interligados, provenientes da membrana interna do envoltório. Grãos de amido (*) estão presentes (Folha de *Cyperus obtusatus)*. 16.550 X.

Figura 2.35 – Elemento de tubo crivado de *Portulaca mucronata* com proteinoplasto (*). 12.500 X.

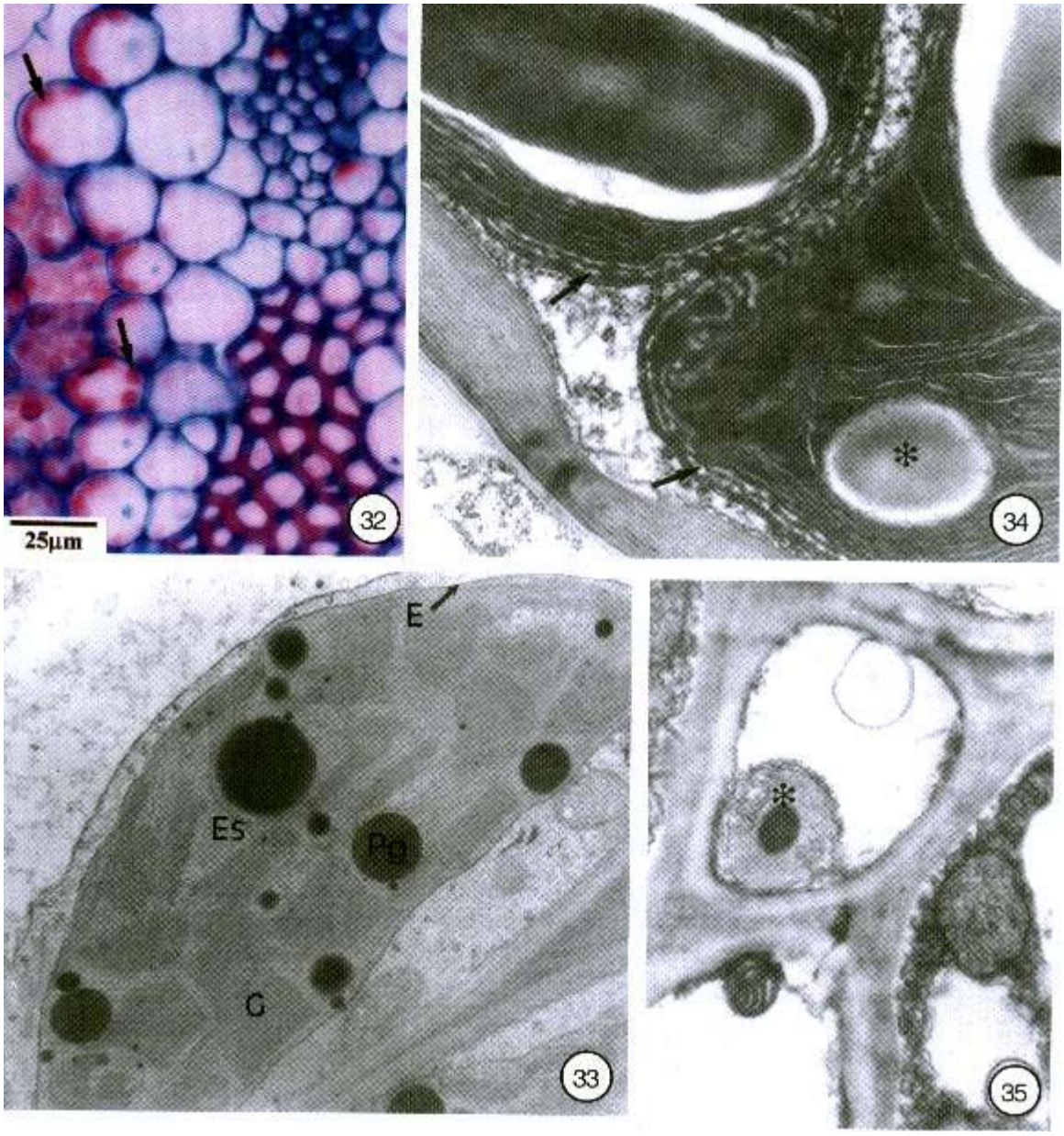

25µm
32
34
E
Es
Po
G
33
35

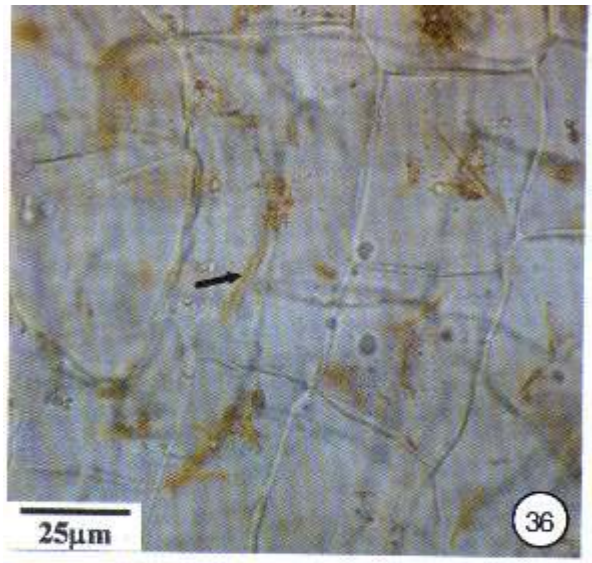
Figura 2.36 - Cromoplastos do parênquima de reserva da raiz de cenoura *(Daucus carota)*. Os pigmentos apresentam-se como cristais (seta) (Corte transversal).

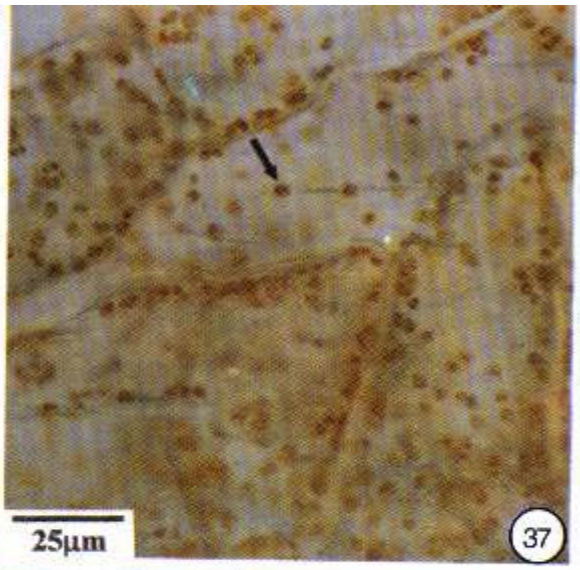
Figura 2.37 - Cromoplastos (seta) nas células epidérmicas do tomate *(Solanum lycopersicum)* (Epiderme destacada).

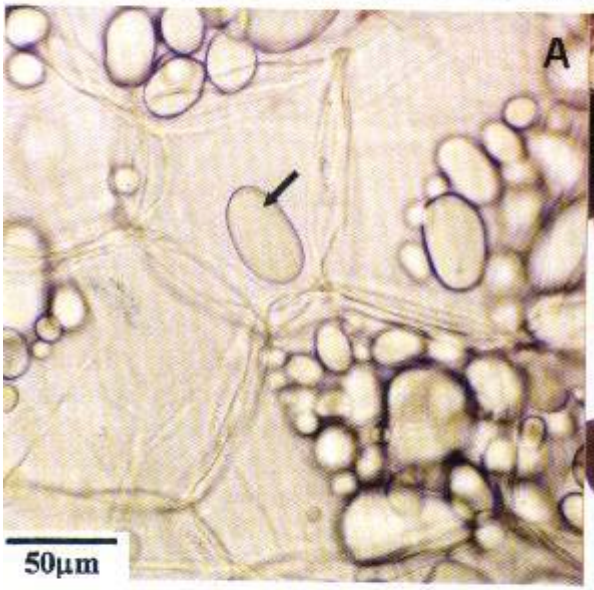
Figura 2.38 - Células do parênquima de reserva da batata inglesa *(Solanum tuberosum)* com amilopiastos. A - Amiloplasto não-corado (seta). B - Amiloplasto corado com o reagente de Lugol (seta) (Tubérculo em corte transversal).

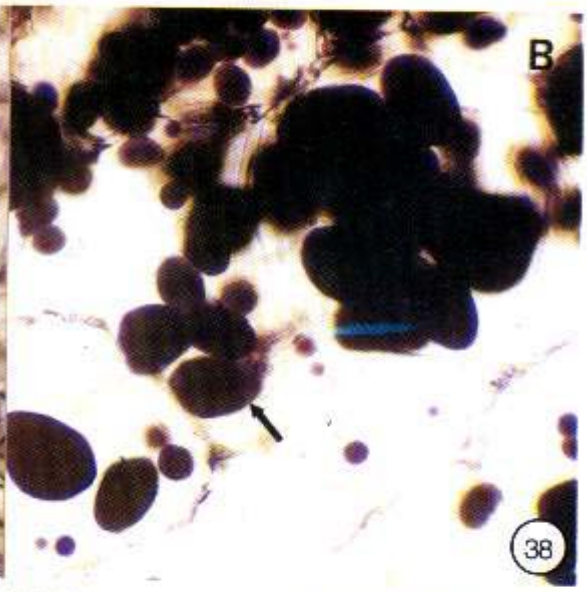
Figura 2.39 - Peroxissomo (*) da folha de eucalipto *(Eucalyptus urophylla* x *E. granais)*. Nas proximidades do peroxissomo encontram-se doropiasto (Cl) e mitocôndria (Mi). Nesta organela, o envoltório de natureza iipoprotéica é único, e no seu interior pode-se observar um grande cristalóide proteico.

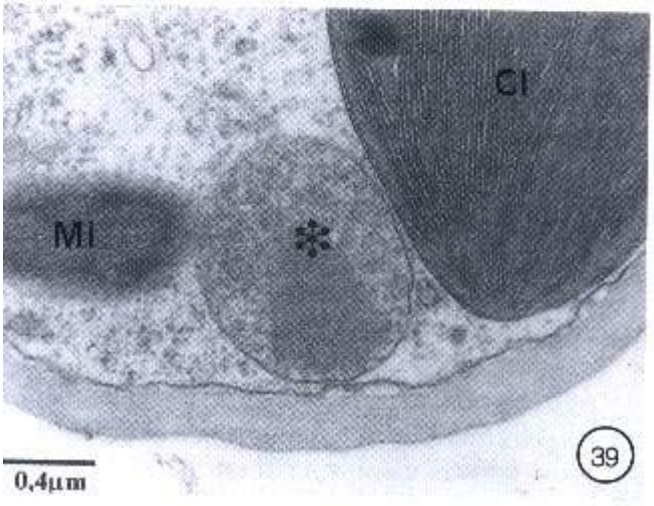
Figura 2.40 - Peroxissomo (*) de pimentão *(Capsicum annurn)* com um grande cristalóide protéico.

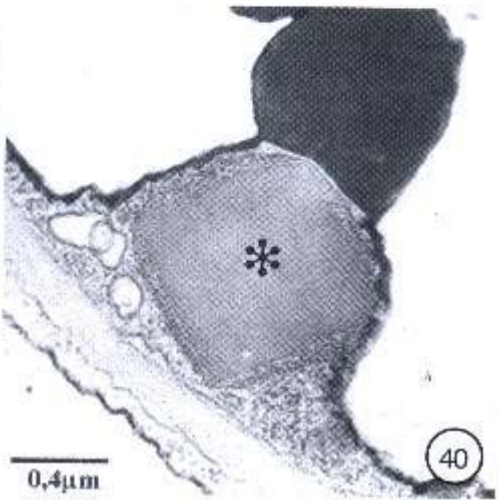

25µm
36


25µm
37


A
50µm


B
38


Cl
Ml
0,4µm
39


0,4µm
40

Fonte: modificado de Mauseth, 1995.
Figura 2.41 - Esquema da estrutura do microtúbulo. O microtúbulo apresenta-se como um túbulo oco, formado pelo arranjo dos dímeros provenientes da união das proteínas globulares: α-tubulina e β-tubulina. Esse arranjo resulta em 13 protofilamentos.

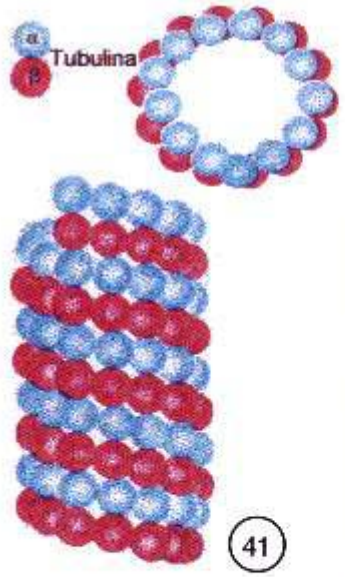
Figura 2.42 - Microtúbulos (setas). Os microtúbulos freqüentemente se dispõem junto à membrana plasmática (Eucalipto - *Eucalypíus urophylla* x *E. granais)*. 67.640 X.

Figura 2.43 - Microtúbulos (setas) *(Andradea floribunda)*. 8.425 X.

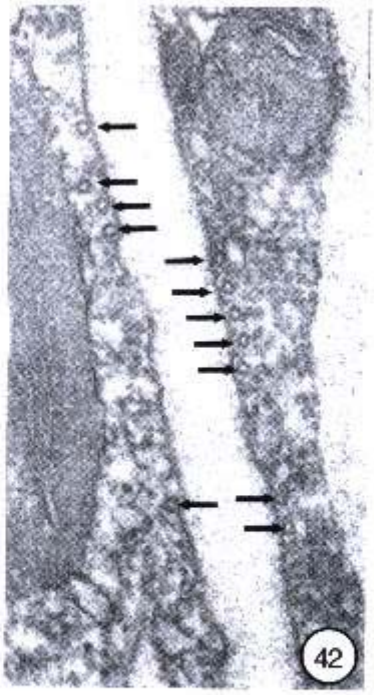
Fonte: modificado de Alberts et al., 1994.
Figura 2.44 - Estrutura do microfilamento. O microfilamento é formado por duas cadeias lineares da proteína actina, que se enrolam helicoidalmente.

Fonte: modificado de Raven et al., 1999.
Figura 2.45 - Disposição dos microfilamentos durante o movimento de organelas na corrente citoplasmática. Os microfilamentos localizam-se na região subcortical do citossol. As organelas são "arrastadas" por estarem ligadas às moléculas de miosina, proteína que usa a energia proveniente do ATP para "caminhar" sobre o filamento de actina (microfilamento).

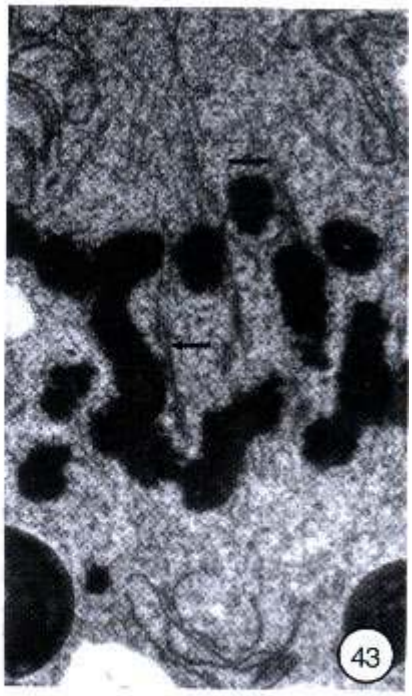
Figura 2.46 - Células do pêlo estaminal de trapoeraba *(Tradescantia zebrina),* onde se observam os cordões citoplasmáticos (setas), que se formam durante a ciclose.



41

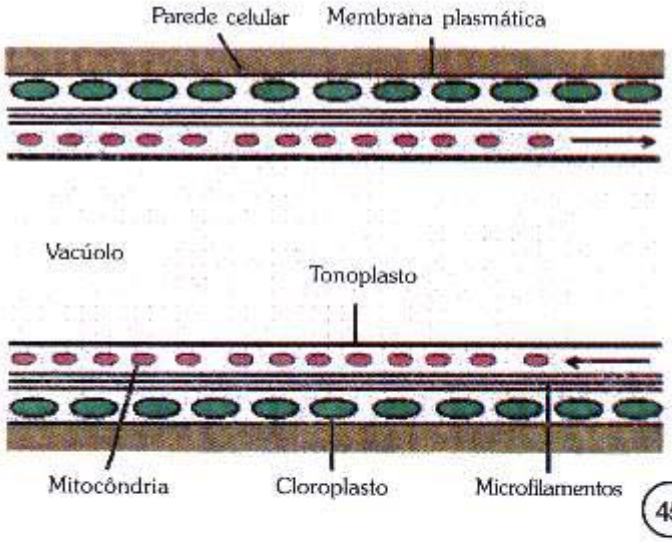


42

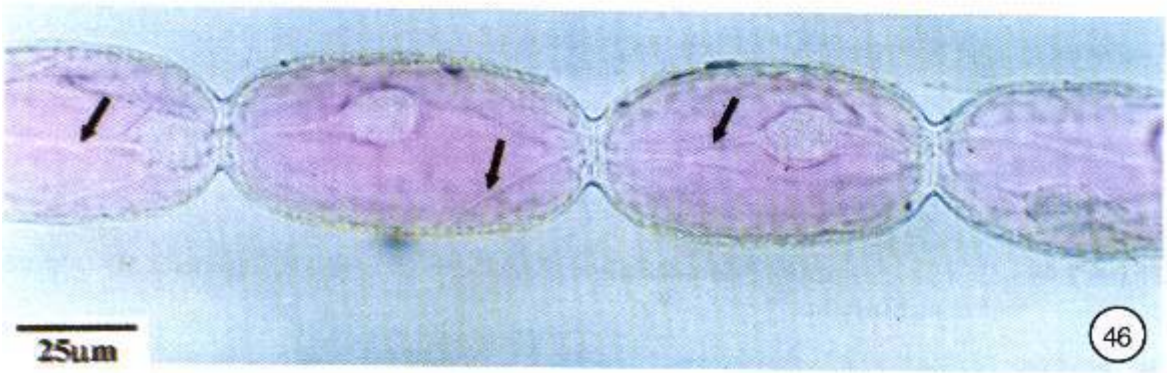


43

44



45



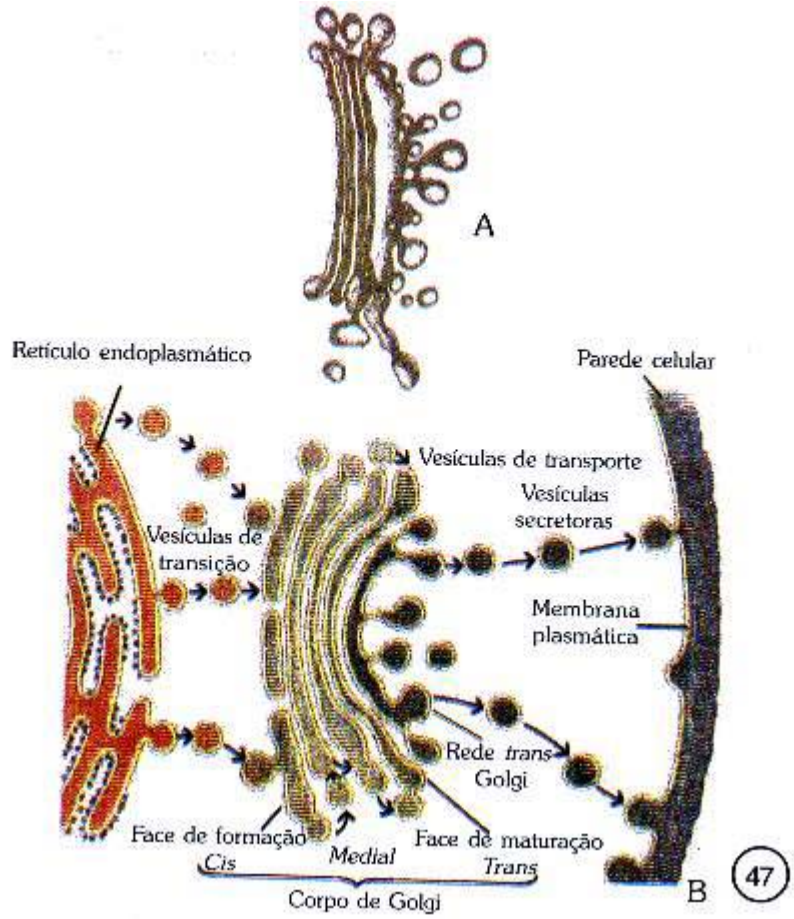
46

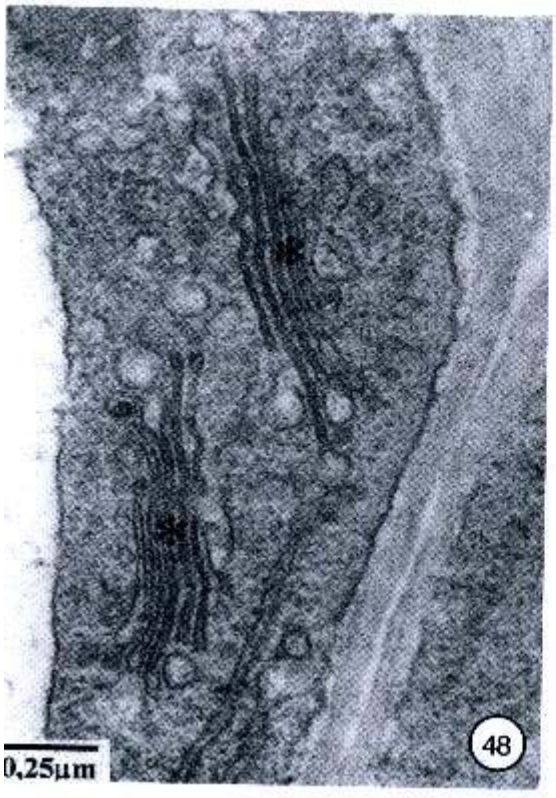
Fonte: modificado de Raven et al., 1999.

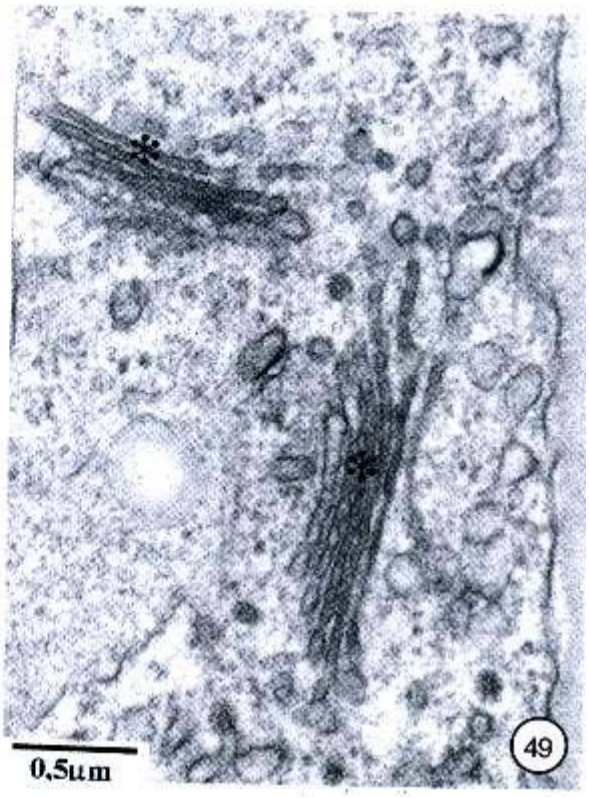
Figura 2.47 - A) Esquema do corpo de Golgi ou dictiossomo, secionado longitudinalmente; uma das metades foi eliminada. B) Esquema do sistema de endomembranas. O corpo de Golgi é composto pelas cisternas da face de formação (cis), da região mediana (*medial*), da face de maturação *(trans) e pela* rede *trans*-Golgi. Novas membranas são formadas pelas vesículas de transição, que as levam do retículo rugoso para a face de formação; as vesículas transportadoras conduzem as substâncias formadas na face de maturação até a rede *trans*-*Golgi*, e as vesículas secretoras derivadas da rede *trans*-Golgi migram para membrana plasmática.

Figura 2.48 - Complexo de Golgi (*) *em Andrade floribunda.* São visíveis dois dictiossomos.

Figura 2.49 - Complexo de Golgi (*) em eucalipto *(Eucalyptus urophylla* x E. *grandis).* São visíveis dois dictiossomos.


A
Retículo endoplasmático
Parede celular
Vesículas de transporte
Vesículas secretoras
Vesículas de transição
Membrana plasmática
Rede *trans* Golgi
Face de formação
Cis
Medial
Face de maturação
Trans
Corpo de Golgi
B
47


0,25µm
48


0,5µm
49

Fonte: modificado de Curtis e Barnes, 1994.

Figura 2.50 - Esquema da mitocôndria secionada transversalmente; uma das metades foi eliminada. Apresenta dois envoltórios de natureza lipoprotéica: membrana externa e membrana interna. Esta última forma as cristas, onde se alojam os complexos ATPsintases. A matriz está contida pela membrana interna.

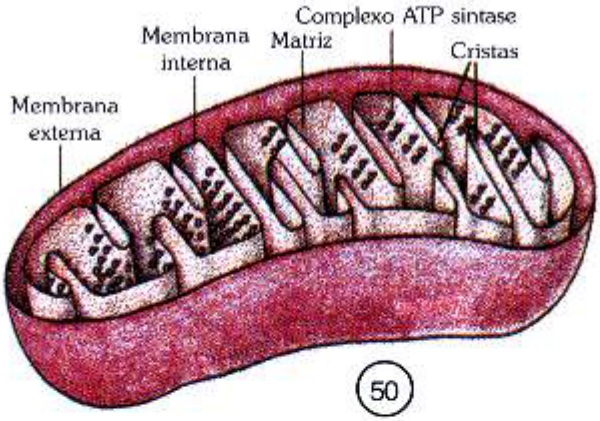
Figura 2.51 - Mitocôndrias (Mi) do tricoma secretor de *Boerhavia diffusa.*

Figura 2.52 - Mitocôndrias (Mi) da célula companheira do floema de *Boerhavia diffusa.*

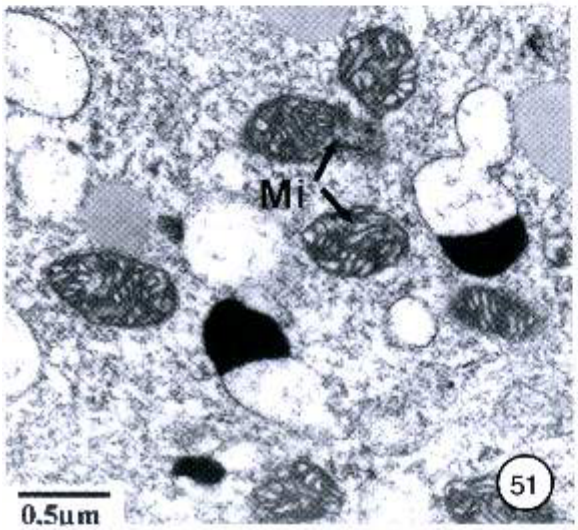
Figura 2.53 - Retículo endoplasmático (setas) de célula de eucalipto (*Eucalyptus urophylla* x *E. granais).*

Figura 2.54 - Retículo endoplasmático rugoso (seta) de *Gomphrena macrocephalla.* 35.385 X.

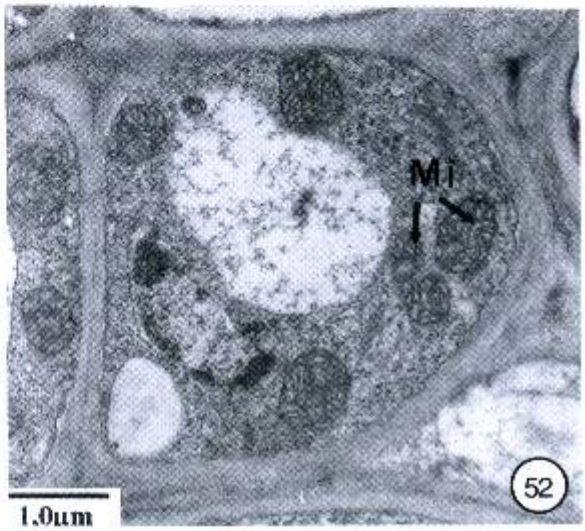
Figura 2.55 - Detalhe dos ribossomos (*) do retículo endoplasmático rugoso de eucalipto (*Eucalyptus urophylla* x *E. granais).*



50

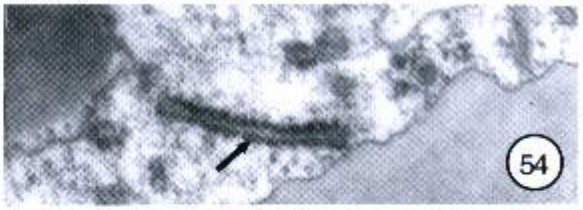


51

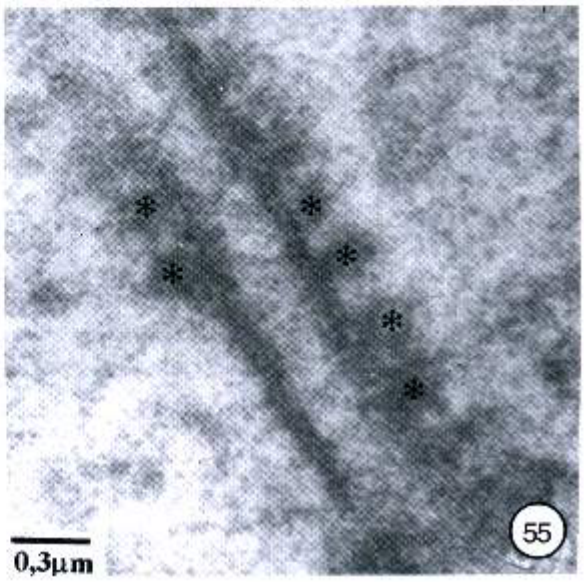


52

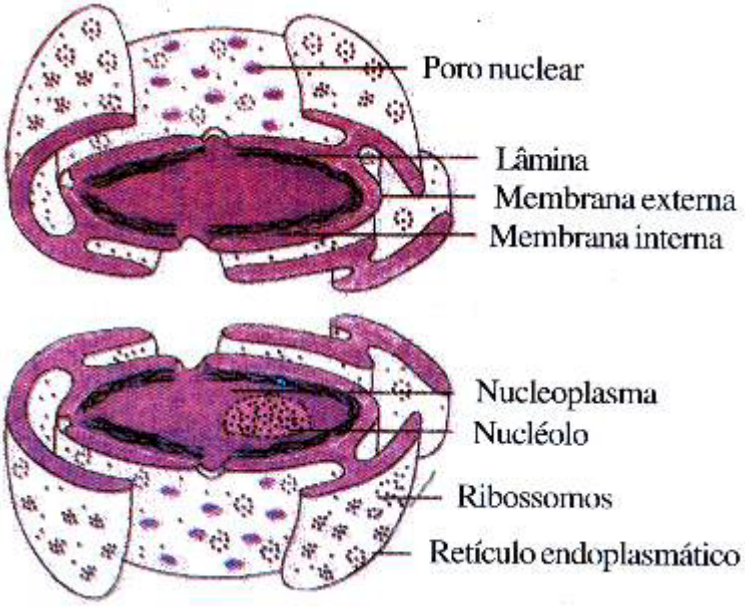
53



54



55



Fonte: modificado de Alberts et al., 1994.

Figura 2.56 - Esquema do núcleo. O envoltório nuclear é constituído por duas membranas com poros. O envoltório externo é contínuo com o retículo endoplasmático; junto à membrana interna localiza-se a lâmina nuclear. No interior do núcleo está o nucleoplasma que contém o nucléolo, com numerosos ribossomos.

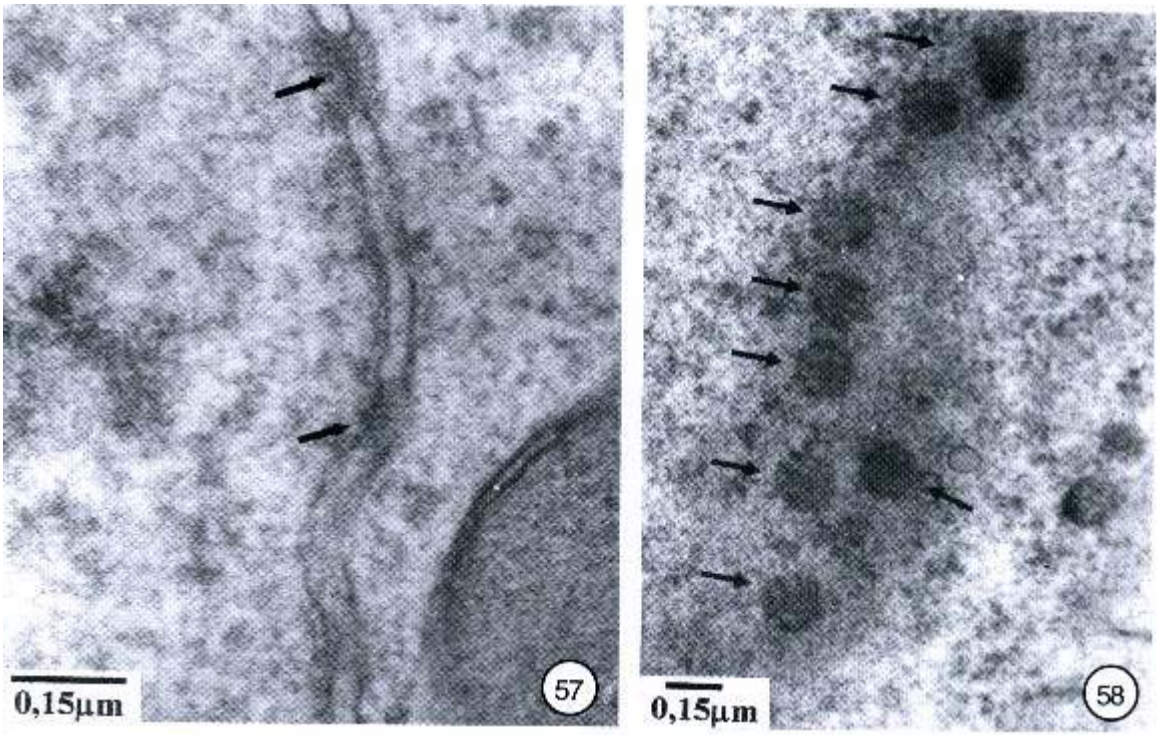


Figura 2.57 - Envoltório nuclear de célula de eucalipto *(Eucalyptus urophylla* x *E. grandis)* com poros (setas).

Figura 2.58 – Envoltório nuclear com poros (→), em vista frontal (Eucalipto - *Eucalyptus urophylla x E. grandis)*.

Capítulo 3

Epiderme

Yedo Alquini[1]
Cleusa Bona[1]
Maria Regina Torres Boeger[1]
Cecília Gonçalves da Costa[2]
Claudia Franca Barra[2]

A epiderme é o tecido mais externo dos órgãos vegetais em estrutura primária, sendo substituída pela periderme em órgãos com crescimento secundário. Por estar em contato direto com o ambiente, fica sujeita a modificações estruturais.

Origem

Este tecido de revestimento tem origem nos meristemas apicais, mais precisamente na protoderme, que, por divisões celulares anticlinais e alongamento celular no sentido tangencial, forma geralmente um tecido com uma única camada de células. Quando ocorrem divisões periclinais na protoderme, forma-se a epiderme múltipla, como em *Clusia criuva* e *Clethra scabra.* Muitas vezes, encontra-se abaixo da epiderme uma ou mais camadas de células que podem ser interpretadas como epiderme múltipla. Entretanto, estas células formam um tecido denominado hipoderme. A diferenciação entre a hipoderme e a epiderme múltipla é difícil, pois se baseia na ontogênese destes tecidos. A epiderme múltipla origina-se da protoderme, enquanto a hipoderme é oriunda do meristema fundamental.

As células da epiderme desenvolvem-se por diferenciação das células proíodérmicas.

[1] Departamento de Botânica. UFPR. Cx, Postal 19031. 81531-970 Curitiba. PR.
[2] Laboratório de Botânica Estrutural. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do *Rio* de Janeiro. 22460-030 Rio de Janeiro, RJ

Função

A principal função da epiderme *é a de* revestimento. A disposição compacta das células (Fig. 3.10) impede a ação de choques mecânicos e a invasão de agentes patogênicos, além de restringir a perda de água. Outras funções relacionadas à epiderme: trocas gasosas, por meio dos estômatos; absorção de água e sais minerais, através dos pêlos radiculares, das células epidérmicas das folhas submersas de plantas aquáticas e por intermédio de tricomas escamiformes em Bromeliaceae; proteção contra a ação da radiação solar, através do reflexo dos raios solares, que se deve à presença de cutícula espessa e pilosidade densa, evitando um superaquecimento do citoplasma das células do mesofilo; reprodução através da abertura do estômio, liberando os grãos de pólen; reconhecimento dos grãos de pólen pelas papilas e tricomas estigmáticos; e polinização, por meio de papilas, osmóforos e pigmentos presentes nas pétalas das flores.

Características das Células Epidérmicas

As células epidérmicas são vivas, vacuoladas, podendo conter vários tipos de substâncias, como taninos, mucilagem, cristais e pigmentos, a exemplo das antocianinas, que são comuns em pétalas e folhas coloridas. Cloroplastos são encontrados principalmente na epiderme dos órgãos aéreos das plantas aquáticas ou terrestres de ambientes sombreados. Esses cloroplastos podem ser bem desenvolvidos e conter amido ou apresentar tamanho reduzido.

A epiderme de qualquer órgão vegetal pode apresentar vários tipos de células exercendo diferentes funções, constituindo um tecido complexo. A maior parte do tecido é composta por células epidérmicas comuns (ordinárias) de formato tabular (em seção transversal), isto é, seu diâmetro periclinal é maior que o anticlinal. Células epidérmicas em paliçada estão presentes em tegumentos de sementes *(Phaseolus* sp.), epidermes secretoras de nectários *(Passifflora* sp., *Euphorbia* sp.) e coléteres (Fig. 3.24). Há também epidermes com células isodiamétricas, como em *Begonia setosa.* Entre as células ordinárias da epiderme, algumas têm funções e formas específicas, como as células-guarda dos estômatos (Figs. 3.1a 3.7), as células buliformes (Fig. 3.17), os litocistos (Fig. 3.23), as células suberosas e silicosas (Fig. 3.25), além de grande variedade de tricomas.

Comumente, no limbo das folhas, em vista frontal, as células epidérmicas são poligonais ou irregulares, especialmente nas folhas com nervação reticulada. Nos órgãos alongados, como pecíolos, caules, raízes e limbos foliares com nervação paralelinérvea, e especialmente sobre as nervuras de qualquer folha, as células epidérmicas são alongadas, sempre com o maior eixo paralelo ao sentido longitudinal do órgão.

As células epidérmicas caracterizam-se por estarem perfeitamente justapostas, sem deixar espaços intercelulares. Esta característica é de grande importância, já que uma das funções da epiderme é restringir a perda de água (Fig. 3.10).

No caso de epiderme múltipla, a camada externa geralmente assume características típicas de epiderme, enquanto as camadas subjacentes diferem do mesofilo por apresentar pouco ou nenhum cloroplasto. O velame das raízes de muitas orquídeas, por exemplo, Cattleya, e de algumas Araceae, é uma epiderme múltipla (Fig. 3.21). A epiderme da folha de *Palicourea rígida é* bisseriada (Fig. 3.18) e a da folha de *Ficus elastica,* multisseriada (Fig. 3.22).

Parede celular

As paredes das células epidérmicas, em vista frontal, podem ser retas (Fig. 3.7), curvas (Fig. 3.10) ou sinuosas (Fig. 3.1). As paredes sinuosas são freqüentes em folhas e pétalas, especialmente na epiderme abaxial. O fato de as paredes serem onduladas deve-se, provavelmente, às tensões ocorridas na folha durante a diferenciação das células ou ao endurecimento da cutícula, também durante a diferenciação (Watson, 1942). A sinuosidade da parede anticlinal está especialmente relacionada com o ambiente em que a folha se desenvolve. Em corte transversal, a parede periclinal externa pode ser plana ou convexa, e em geral é mais espessada que a parede periclinal interna.

A parede das células epidérmicas apresenta cutina, principalmente nas partes aéreas da planta. A cutina é um composto de lipídios - poliésteres insolúveis, de alto peso molecular -, resultante da polimerização de certos ácidos graxos produzidos, aparentemente, no retículo endoplasmático do protoplasma das células epidérmicas (Mauseth, 1988). É uma substância graxa complexa, consideravelmente impermeável à água, que se encontra impregnada às paredes epidérmicas ou se apresenta como camada separada, a cutícula (Fig. 3.19), na superfície da epiderme. Ao processo de formação da cutícula dá-se o nome de cuticularização, e ao de impregnação com cutina, de cutinização. Em muitas plantas, a cutícula propriamente dita está separada da parede celulósica por uma camada de pectina, que provavelmente corresponde à lamela mediana da parede periclinal externa das células epidérmicas.

A cutícula pode apresentar uma série de estriações (ornamentações), geralmente de grande valor taxonômico (Figs. 3.13 e 3.19). E responsável por algumas das funções das células epidérmicas, entre elas, proteção contra perda de água. Por se tratar de uma camada brilhante e refletora, atua também na proteção contra o excesso de luminosidade ou radiação solar.

A cera, que se encontra na parte externa da cutícula, é um polímero complexo, heterogêneo, resultante da interação de longas cadeias de ácidos graxos, álcoois alifáticos e alcanos, em presença de oxigênio. Como no caso da cutina, ainda não se conhece muito bem o processo de extrusão da cera do protoplasma das células epidérmicas para o exterior dessas células. Existem dois padrões de deposição de cera: a) cera epicuticular, que se deposita na superfície da cutícula propriamente dita (Fig. 3.11) e b) cera intracuticular, que se deposita na forma de partículas, dentro da matriz da cutina.

A cera pode apresentar, dentre outros, formatos de grânulos *(Brassica* e *Dianthus),* vírgula *(Saccharum),* filamentos (Musa), capa contínua *(Thuja),* escamas, placas, colunas e varetas. A forma que a cera adquire ao se depositar na superfície dos órgãos é peculiar a cada espécie, podendo, como na cutícula, ter valor taxonômico.

A cutina e a cera também são barreiras contra fungos, bactérias e insetos. Em condições ambientais mais severas, a cera tem papel importante quando a cutina não é suficiente.

Certos poluentes do ar, bem como chuva ácida, podem interferir no desenvolvimento da cutícula e da cera, provocando efeitos nocivos à epiderme e aos tecidos internos (Azevedo, 1995).

Na superfície da cutícula ou no seu interior pode haver depósitos de sais em forma de cristais *(Tamarix* sp.), borracha, resinas e óleos. Na parede externa de certas plantas e em espécies de Cyperaceae, Poaceae, Moraceae, Aristolochiaceae e Magnoliaceae podem-se encontrar depósitos de sais de sílica *(Equisetum* sp.).

As células epidérmicas podem conter lignina, a qual se concentra na parede periclinal externa ou em todas as demais paredes. Este fenômeno é muito comum nas epidermes de acículas de coníferas, folhas de Cycadaceae e rizomas de *Poaceae.*

A parede de células epidérmicas pode também conter mucilagem, como em certas Moraceae, Malvaceae e Euphorbiaceae, em sementes de *Linum* sp. (Fig. 3.20) e em nectários, durante a secreção de néctar.

Normalmente, as paredes anticlinais e a periclinal interna são ricas em campos de pontoação primária e plasmodesmos. Nos órgãos aéreos, principalmente, pode haver teicóides (ectodesmas) - espaço linear na parede periclinal externa da epiderme, na qual a estrutura fibrilar é mais frouxa e aberta do que nos demais pontos da parede. A comunicação entre o meio externo e o interior da célula, permitindo a troca de substâncias através destes teicóides, ainda é um assunto controverso (Jenks et al., 1994).

Estômatos

Os estômatos originam-se de uma divisão anticlinical assimétrica de uma célula protodérmica, cuja célula menor resultante é a célula-mãe cia célula-guarda (Fig. 3.14 - A e B.) Posteriormente, esta célula divide-se paralelamente ao eixo principal da folha, formando as duas células-guarda do estômato (Fig. 3.14 - C). A princípio, estas células são pequenas *e* não apresentam forma especial, mas durante o processo de desenvolvimento do estômato assumem uma forma reniforme característica e a dissolução da lamela mediana contígua forma uma fenda central (Figs. 3.14 - C e D). O desenvolvimento cios estômatos na folha é um processo que ocorre durante o crescimento foliar.

Os estômatos estão relacionados com a entrada *e* saída de ar no interior dos órgãos em que *se* encontram ou, ainda, com a saída de água. no caso dos estômatos ou poros aquíferos dos hidatódíos. Os estômatos são compostos por duas células que delimitam urna fenda (fenda estomática) na região centra!, por meio cia qual se dá a comunicação do interior do órgão com o ambiente externo (Figs. 3.1 a 3.6). O termo estômato vem de estorna, que *e* uma palavra de origem grega, e significa boca, por isso deveria ser usado para designar apenas a abertura ou fenda estomática. Entretanto, *é* empregado para definir o conjunto das duas células-guarda (oclusivas, estomáticas) e a fenda (ostíolo). Complexo estomático ou aparelho estomático são termos que podem sei' utilizados para designar o conjunto das células estomáticas *e* adjacentes. O estômato pode desenvolver-se entre as células comuns da epiderme ou entre as células subsidiárias, cujo número e disposição são variáveis. São denominadas células subsidiárias somente aquelas que circundam o estômato e que são claramente diferentes das demais células epidérmicas. As células subsidiárias podem estar ou não relacionadas ontogeneticamente com as células estomáticas.

As células estomáticas são normalmente reniformes, com exceção das de Poaceae (Gramineae), que apresentam forma de halteres (Figs. 3.3 e 3.7). São as únicas células epidérmicas que sempre contêm cloroplastos. De modo geral, as paredes das células

estomáticas apresentam espessamento típico, mais acentuado nas proximidades da fenda. Este espessamento está relacionado ao fenômeno de abertura e fechamento da fenda e varia de acordo com a espécie.

Seções transversais à região mediana das células estomáticas revelam que as paredes anticlinais adjacentes à fenda estomática (ostíolo) são proeminentes e que suas paredes periclinais externas podem espessar-se de forma a dar origem a pequenas projeções - cristas estomáticas (Fig. 3.16).

Quando há projeções nas paredes periclinais internas e externas, formam-se duas câmaras: uma frontal, sobre o ostíolo, e outra posterior a este. Internamente ao estômato, as células do parênquima clorofiliano delimitam amplo espaço intercelular - a câmara subestomática -, que se comunica com os espaços intercelulares do mesofilo.

Classificação dos estômatos

Os estômatos podem ser classificados quanto à origem, número e forma das células subsidiárias. Quando as células subsidiárias têm a mesma origem das células estomáticas, o estômato é denominado mesógeno; quando têm origem de células protodérmicas adjacentes à célula-mãe do estômato, é chamado de perígeno, e quando a origem é mista, o estômato é denominado mesoperígeno.

A classificação mais utilizada para as Magnoliopsida (Dicotyledoneae), que é a referida por Metcalfe e Chalk (1950), diferencia cinco tipos básicos de estômato, de acordo com o formato e arranjo das células subsidiárias:

- Anomocítico (ranunculáceo) - Estômato envolvido por um número variável de células que não diferem em formato e tamanho das demais células epidérmicas (Fig. 3.1). Esse tipo é comum nas famílias Ranunculaceae, Geraniaceae, Capparidaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae, Scrophulariaceae, Tamariaceae e Papaveraceae.

- Anisocítico (crucífero) - Estômato circundado por três células subsidiárias de tamanhos diferentes (Fig. 3.4). É comum nas Brassicaceae, Solanaceae e Begoniaceae.

- Paracítico (rubiáceo) - Estômato acompanhado, de cada lado, por uma ou mais células subsidiárias posicionadas de forma que o seu eixo longitudinal fica paralelo à fenda estomática (Fig. 3.5). Esse tipo é encontrado em várias famílias, como: Rubiaceae, Magnoliaceae, Convolvulaceae e Mimosaceae.

- Diacítico (cariofiláceo) - Estômato envolvido por duas células subsidiárias posicionadas de modo que o seu maior eixo forma um ângulo reto com a fenda estomática (Fig. 3.6). Encontra-se presente nas Acanthaceae, Amaranthaceae e outras famílias.

- Actinocítico - Estômato em torno do qual as células subsidiárias se dispõem radial-mente. Este último tipo é pouco comum.

Em numerosas famílias de monocotiledôneas, há um tipo de estômato, o tetracítico (Fig. 3.2), que é envolvido por quatro células subsidiárias, duas delas paralelas às células-guarda, sendo o par restante polar e freqüentemente menor. Entre as dicotiledôneas, é encontrado em *Tília e* em algumas Asclepiadaceae.

Quando os estômatos apresentam dimensões maiores que os demais, são denominados estômatos gigantes.

Distribuição dos estômatos nos órgãos vegetais

Os estômatos são freqüentes nas partes aéreas fotossintetizantes, principalmente na lâmina foliar, e podem também ser encontrados, em menor número, nos pecíolos, caules jovens e partes florais, como pétalas, estames e gineceu, além de frutos e sementes. Raízes e partes aéreas de plantas aclorofiladas normalmente não os têm.

Os estômatos das pétalas podem ser não-funcionais, assim como aqueles presentes em algumas plantas aquáticas submersas e em áreas despigmentadas de folhas de plantas variegadas.

Na lâmina foliar, os estômatos encontram-se apenas na face superior, ou adaxial (folha epiestomática), na face inferior, ou abaxial (folha hipoestomática), ou em ambas as faces (folha anfiestomática). As folhas anfiestomáticas podem ser classificadas quanto ao número de estômatos. Quando há maior número de estômatos na face adaxial, as folhas são denominadas anfiepiestomáticas; quando o número é maior na face abaxial, são anfi-hipoestomáticas. O número de estômatos por milímetro quadrado pode ser muito variável; de apenas um, como em *Bacopa salzmanni* (Bona, 1999), até algumas centenas, como em *Plinia martinellü* (Barros et al., 1996).

Os estômatos distribuem-se de forma aleatória na maioria das folhas. Nas folhas paralelinérveas das Liliopsida (Monocotyledoneae), em algumas Magnoliopsida (Dicotyledoneae) e nas folhas aciculares das coníferas, os estômatos distribuem-se em faixas paralelas. A distribuição em faixas também ocorre em caules e pecíolos, onde o parênquima clorofiliano é alternado com faixas de colênquima. Nesse caso, os estômatos estão presentes somente na epiderme que recobre o parênquima clorofiliano, como em *Alternanthera philoxeroides* (Bona, 1993) e *Ricinus communis.* Os estômatos ainda agrupam-se em determinadas áreas da epiderme, como em *Begonia setosa* (Bona e Alquini, 1995).

As células estomáticas podem encontrar-se no mesmo nível das demais células epidérmicas, estar elevadas em relação a estas, ou em depressões. Em algumas folhas, essas depressões são amplas e contêm muitos tricomas e estômatos, sendo denominadas criptas estomáticas. A posição das células estomáticas normalmente está relacionada ao ambiente.

Mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos

As células-guarda, por meio de um processo de variação de turgescência, têm a capacidade de controlar a abertura e o fechamento da fenda estomática. O mecanismo de movimento estomático é assunto de muitos estudos e discussões. O transporte de potássio entre as células-guarda e as células contíguas é um dos fatores que levam ao movimento das células-guarda: o estômato é aberto na presença de quantidades maiores do íon potássio. Durante a abertura estomática, o amido desaparece do cloroplasto ao mesmo tempo em que os íons potássio entram nas células-guarda; durante o fechamento estomático, o desaparecimento do amido coincide com a perda de íons potássio. A teoria de que a quebra do amido contribui para o aumento da pressão osmótica nas células-guarda em conseqüência da formação de açúcares tem sido substituída pelo conceito de que a hidrólise do amido pode prover os ânions orgânicos associados com o aporte de potássio. Quando a célula fica túrgida, a parede anticlinal afastada da fenda dilata-se em direção à célula anexa, retraindo a *parede* anticlinal que delimita a fenda, a qual, conseqüentemente, se abre. Ao perder a turgescência, as paredes anticlinais das células estomáticas voltam à posição normal, fechando a fenda.

Apêndices Epidérmicos

Os apêndices de origem epidérmica, comumente denominados tricomas, são muito variáveis na sua estrutura e de valor diagnóstico para a taxonomia. Algumas famílias, por exemplo, Solanaceae e Euphorbiaceae, e mesmo gêneros ou espécies podem facilmente ser identificadas pelo tipo característico de tricomas. Estes encontram-se presentes em qualquer órgão vegetal, de forma permanente ou efêmera.

Como os tricomas apresentam grande variedade de formas, podem ser classificados de diversas maneiras. A sua classificação em tectores, ou não-glandulares, e glandulares é uma das mais simples.

Outras estruturas semelhantes a tricomas são classificadas diferentemente, como os acúleos de roseira e as emergências. Os acúleos são de origem epidérmica e as emergências, compostas de tecido epidérmico e subepidérmico. A distinção entre tricomas e emergências às vezes não é bem clara, já que alguns tricomas se desenvolvem sobre uma base formada por divisões de células subepidérmicas.

As paredes dos tricomas normalmente são celulósicas, mas podem espessar-se e sofrer lignificação, impregnação de sílica e carbonato de cálcio. O conteúdo dos tricomas é diversificado, podendo conter cloroplastos, cistólitos e outros cristais. Os mais complexos em conteúdo são provavelmente os glandulares.

Tricomas tectores (não-glandulares)

Os tricomas tectores podem ser unicelulares, ou simples, e multicelulares. Os tricomas simples são comuns e podem variar em tamanho, forma e espessura da parede. Incluem as papilas (Fig. 3.12). As fibras de algodão utilizadas comercialmente são, na verdade, tricomas unicelulares do tegumento da semente, o qual desenvolve parede espessada quase puramente celulósica.

Os tricomas multicelulares são ramificados ou não. Os não-ramificados unisseriados compõem-se de uma única fileira de células (Fig. 3.8) e os multisseriados, de mais de uma fileira de células. Os tricomas vesiculares que se encontram em Crassulaceae podem ser enquadrados nesta categoria. Os tricomas ramificados classificam-se de acordo com a forma das ramificações: tricomas estrelados - contêm uma haste na base e ápice com ramificações num único plano; em forma de candelabro - possuem ramificações em planos diferentes; em forma de T - referido para algumas Begoniaceae, são providos de uma ou mais células que formam a haste, e de uma célula terminal (orientada horizontalmente). Tricomas escamiformes são estruturas geralmente achatadas e multicelulares (Fig. 3.9). Os sésseis (sem haste) são comumente denominados escamas, e os que contêm haste são chamados de tricomas peitados. As escamas são muito comuns em pteridófitas (Cislinski, 1996) e os tricomas peitados, em Bromeliaceae. Estes tricomas têm a capacidade de absorver água e sais da atmosfera.

Os pêlos radiculares (tricomas radiculares) são quase sempre descritos separadamente dos demais tricomas, em conseqüência da sua função primordial relacionada à absorção de água e nutrientes. São prolongamentos das células epidérmicas das raízes. Com tamanho variando de 80 a 1.500 um, desempenham importante papel no aumento da superfície de absorção das raízes. Os pêlos radiculares possuem vacúolos grandes e parede celular fina, e o núcleo está localizado próximo à região de alongamento do pêlo. São freqüentemente unicelulares, podendo, às vezes, apresentar-se de forma pluricelular, como os de *Kalanchoe fedischenkoi* (Popham e Henry, 1955). Formam-se como pequenas papilas nas células epidérmicas da zona de absorção das raízes jovens e podem originar-se de qualquer célula epidérmica ou de células especiais, os tricoblastos. Os pêlos radiculares são viáveis por um período curto, degenerando-se de quatro a cindo dias depois de formados. Porém, em algumas plantas, podem permanecer por mais tempo. Nesta situação, as paredes celulares se espessam e tornam-se suberificadas ou lignificadas, perdendo a habilidade de absorção de água.

Tricomas glandulares

Os tricomas glandulares estão envolvidos com secreção de várias substâncias, como óleos, néctar, sais, resinas, mucilagem, sucos digestivos e água.

A extremidade desses tricomas é formada por uma cabeça uni ou multicelular, que pode apresentar grande variedade de formas e tamanhos (Fig. 3.15). A cabeça une-se à epiderme por meio de uma haste ou pedúnculo uni ou multicelular. O pedúnculo varia no comprimento, e muitas vezes é tão curto que parece um disco. Muitos tricomas glandulares possuem as paredes anticlinais das células do pedúnculo cutinizadas ou suberizadas. Acredita-se que essa característica evita o transporte apoplástico na parede celular, direcionando o transporte por meio do citoplasma, como ocorre nas células endodérmicas. Numerosos plasmodesmos são encontrados nas paredes periclinais do pedúnculo, o que provavelmente facilita o transporte

através das células. Células semelhantes às de transferência, com paredes sinuosas, também podem estar presentes no pedúnculo e na cabeça.

As células que constituem a cabeça são secretoras e normalmente contêm numerosas mitocôndrias e outras organelas, que variam de acordo com o material secretado. A secreção pode ser armazenada entre a parede e a cutícula e eliminada pêlos poros cuticulares ou pelo rompimento cuticular. Esse último processo pode ocorrer uma ou mais vezes, se houver regeneração da cutícula, propiciando nova acumulação subcuticular.

Dentre os tricomas glandulares, *os* urticantes, presentes em *Urtica urens,* têm estrutura bastante característica. A parte basal, mais volumosa, fica envolvida pela epiderme. A parte superior é tubular, com uma vesícula esférica na extremidade. Em contato com a pele, a extremidade rompe-se num plano determinado, formando uma cunha que penetra facilmente na pele onde o líquido urticante é injetado pela pressão exercida na parte bulbosa.

As plantas carnívoras desenvolvem tricomas glandulares bem especializados, capazes de secretar mucilagem para capturar a presa e enzimas para digeri-la.

Tricomas mistos são constituídos por uma região ramificada não-glandular e uma região secretora multicelular, a exemplo do que se observa em *Leandra australis* (Bona e Alquini, 1995).

Células Especializadas da Epiderme

Constituem células especializadas as que se diferenciam das células epidérmicas comuns, por terem uma função adicional, além de revestimento.

- Suberosas e silicosas – São células pequenas, que se encontram aos pares entre as células longas da epiderme das Poaceae (Gramineae). As células suberosas apresentam suas paredes suberificadas, o lume é altamente vacuolizado e preenchido com substâncias ergásticas. As silicosas possuem corpos silicosos de forma variada (circular, elíptica) no lume, ou a sílica pode ser depositada na parede celular. Estas células, algumas vezes, apresentam-se como papilas, espinhos ou tricomas e podem ser encontradas, também, nas famílias Cyperaceae e outras Liliopsida.

- Buliformes – São células maiores que as demais epidérmicas e possuem parede celular fina e grande vacúolo. Constituem inteiramente a epiderme da face adaxial (Fig. 12.50) ou ocupam áreas isoladas entre as nervuras. Com menos freqüência, podem estar presentes na epiderme da face abaxial da folha. São encontradas nas Liliopsida, principalmente entre as Poaceae. Em seção transversal, são facilmente reconhecidas pela forma de leque, cuja célula central é a mais alta (Fig.3.17). Não possuem cloroplastos e o seu vacúolo armazena água. Denominam-se também células motoras, por estarem, acredita-se, envolvidas no mecanismo de enrolamento e desenrolamento das folhas.

- Papilas – São pequenas projeções da parede periclinal externa das células epidérmicas, com forma variada. Encontram-se na face abaxial das folhas e, quando se localizam próximas aos estômatos, podem possuir ramificações, como em *Spartina densiflora* (Fig. 3.12). A função das papilas ainda é controversa. Para vários autores, a sua importância é apenas taxonômica, enquanto outros acreditam que as papilas possam

refletir a luz solar. Nas flores, as papilas são encontradas nas pétalas, conferindo-lhes aspecto aveludado, e no estigma, sendo importantes no processo de polinização.

- Litocisto - São células grandes, que contêm um cristal de carbonato de cálcio denominado cistólito. Este se forma a partir de invaginação da parede celular, onde se verificam deposições de carbonato de cálcio, pectoses e sílica, resultando num cristal complexo. Os litocistos tornam-se distintos das células epidérmicas comuns pelo seu tamanho e citoplasma mais denso. Geralmente, ocorrem como idioblastos isolados, como nas Acanthaceae e Moraceae, mas podem formar grupos, como na família Boraginaceae.

Várias outras células, como as mucilaginosas (Fig. 3.20), as das glândulas de sal e as dos osmóforos, especializam-se na epiderme e assumem diferentes funções. Em razão das suas funções secretoras, estas células são tratadas no Capítulo de estruturas secretoras.

Leitura Complementar

AZEVEDO, A. A. **Ação do flúor, em chuva simulada, sobre a estrutura foliar de** *Glycine max* (L.) **Merril.** São Paulo: USR 1995. (Tese D.S.).

BARROS, C. E; CALLADO, C. H.; CUNHA, M. DA; COSTA, C.G.; PUGIALLI, H.R.L.; MARQUETE, O.; MACHADO, R.D. Anatomia ecológica e micromorfologia foliar de espécies de floresta montana na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: LIMA, H. C. de; GUEDES-BRUNI, R. R. (Ed.) **Serra de Macaé de Cima:** diversidade florística e conservação em Mata Atlântica, [s.l. : s.n.], 1996.

BONA, C. **Estudo morfo-anatômico comparativo *dos* órgãos vegetativos de** *Altemantheraphiloxeroides* **(Mart) Griseb e** *Altemanthera aquática* **(Parodi) Chodat, (Amaranthaceae).** Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 1993. (Dissertação de M.S.).

___. Adaptações morfo-anatômicas dos órgãos vegetativos de *Bacopa salzmanii* **(Benth.) Wettst ex Edwall e** *Bacopa monnierioides* **(cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambiente terrestre e aquático.** São Paulo: USR 1999. (Tese D.S.).

BONA, C.; ALQUINi, Y. Morfoanatomia dos tricomas foliares de *Begonia setosa* Kl. (Begoniaceae), *Leandra australis* (Cham.) Cogn. (Melastomataceae), e *Solanum fastigiatum\N\\\d.* var. *fastigiatum* (Solanaceae). **Arq. Biol. Tecnol.** v. 38, n.4, p. 1295-1302,1995.

CISLINSKI, J. O género *DipJasiumSW.* (Dryopteridaceae, Pteridophyta) no estado do Paraná, Brasil. **Acta Bot. Brás.** v. 10, n. l, p. 59-77, 1996.

ESAU, K. 1977. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1997. 550 p.

FAHN, A. **Plant anatomy.** 4. ed. New York: Pergamon Press, 1990.

MAUSETH, J.D. **Plant anatomy.** California: Commings Publishing Co, 1988.

MAUSETH, J. D. **Botany:** an introduction to plant biology. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1991.

METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotylcdons.** VI. Oxford: Clarendon Press, 1950. PAYNE, W. W. A glossary of hair terminology. **Brittonia,** v. 30, p. 239-255, 1978.

JENKS, M.A.; RICH, RJ.; ASHWORTH, E.N. Involvement of cork cells in the secretion of epicuticular wax filaments on Sorghum bicolor (L.) Moench. **Int. J. Plat Sic.,** v. 155, p. 506- 518, 1994.

POPHAM, R. A.; HENRY, R.O. Multicellular root-hairs on adventitious roots of *Kalanchoejedtschinkoi.* **Ohio J. Sei.** v. 55, p. 301-307,1955.

WATSON, R.W. The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. New **Phytol.** v. 41, p. 223-229,1942.

Figura 3.1 – Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Impatiens sp.,* evidenciando-se um estômato anomocítico.

Figura 3.2 – Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Tradescantia sp.,* evidenciando-se um estômato tetracítico.

Figura 3.3 – Estômato com células-guarda em forma de halteres da folha de uma Poaceae.

Figura 3.4 – Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Begônia sp.,* evidenciando-se um estômato anisocítico.

Figura 3.5 – Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Glycïne max,* evidenciando-se um estômato paracítico.

Figura 3.6 – Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Alternanthera philoxeroides,* evidenciando-se um estômato diacítico.

Figura 3.7 – Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de uma Poaceae, evidenciando-se estômatos em halteres.

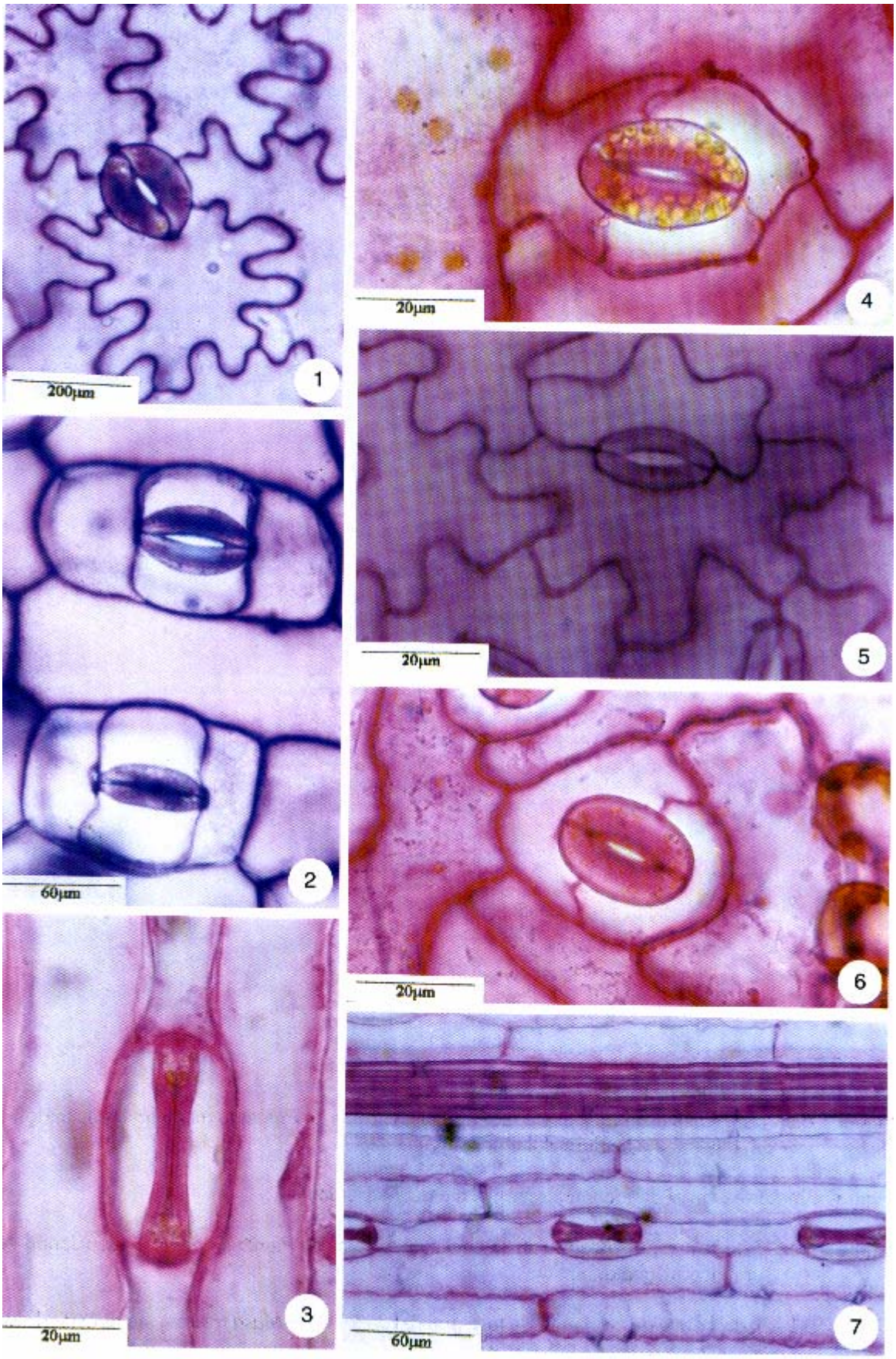
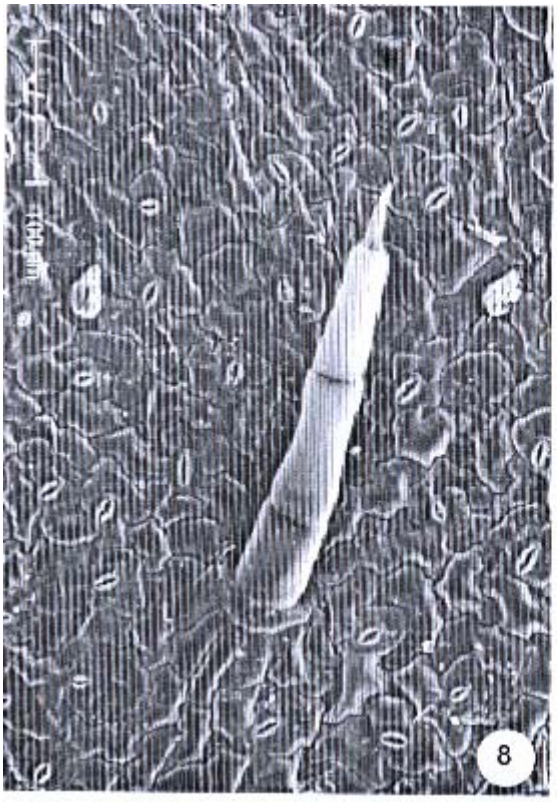

200µm
1
20µm
4
20µm
5
60µm
2
20µm
6
20µm
3
60µm
7

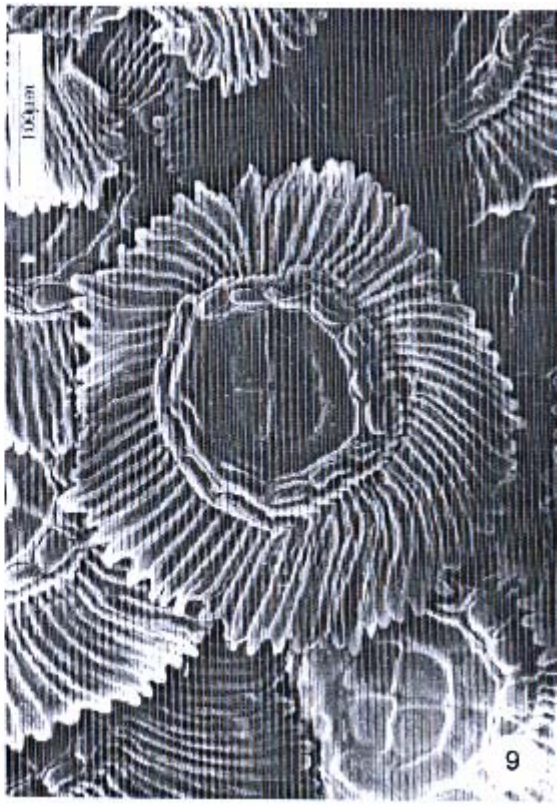
Figura 3.8 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Plantago major,* evidenciando-se um tricoma tector pluricelular unisseriado.

Figura 3.9 - Vista frontal de tricoma escamiforme de *Tillandsia* sp.

Figura 3.10 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Plantago major,* evidenciando-se um tricoma glandular.

Figura 3.11 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de Musa rosácea, evidenciando-se um estômato e cera epicuticular.


8


100µm
9

10

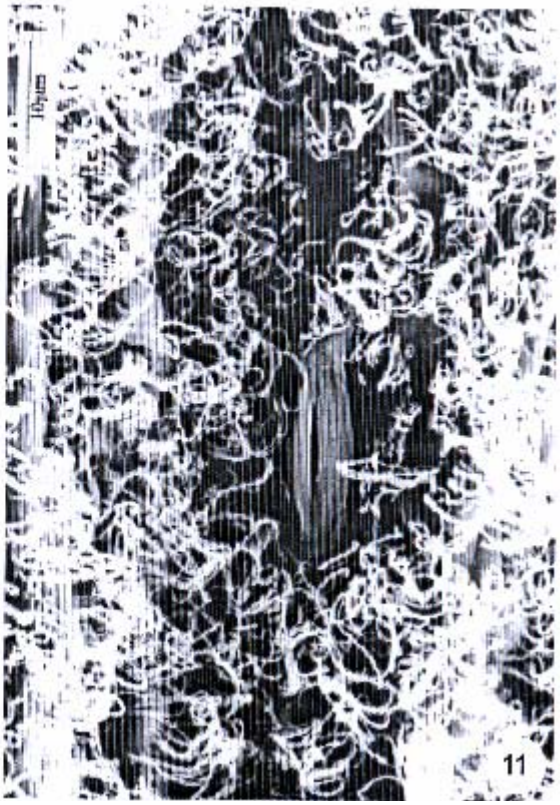
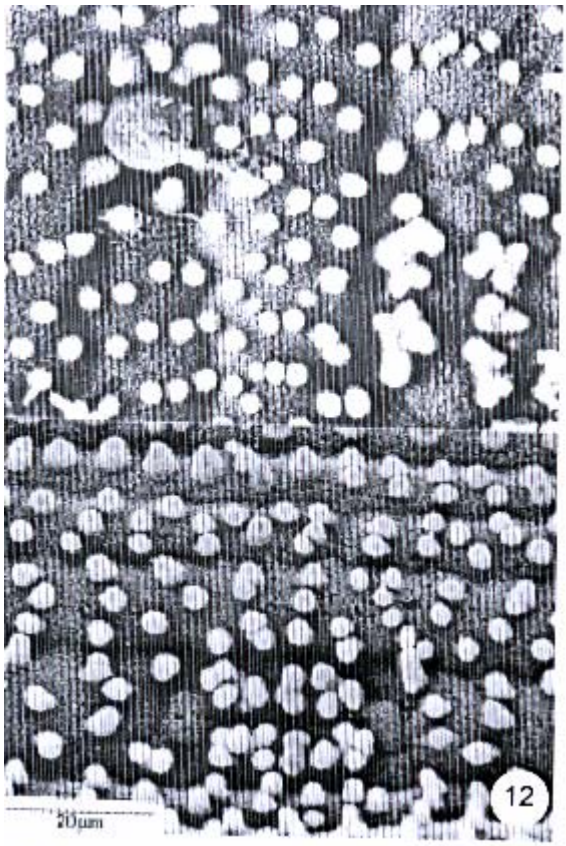

100µm
11

Figura 3.12 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de *Spartina densiflora.* Observam-se visíveis papilas.

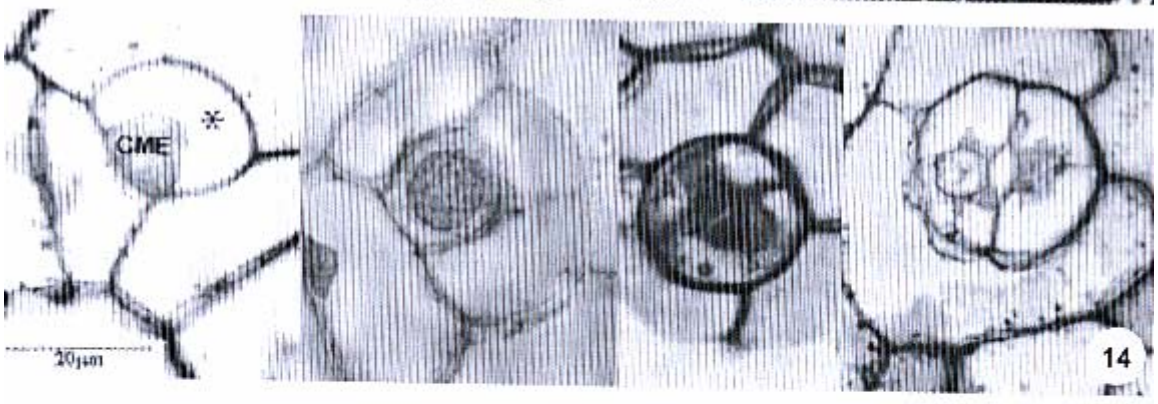
Figura 3.13- Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Rapanea venosa,* evidenciando-se estrias epicuticulares e estômatos.

Figura 3.14 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *Bacopa monnierioides,* onde se observam diferentes fases de ontogênese de estômato. CME = célula-mãe do estômato; (*) célula-irmã da célula-mãe do estômato. As fotos, da esquerda para a direita, correspondem, respectivamente, a: divisão assimétrica de uma célula protodérmica, originando a célula-mãe do estômato (CME); célula-mãe do estômato; divisão da célula-mãe; e início de formação da fenda estomática.

Figura 3.15 - Diferentes fases da ontogênese do tricoma glandular de *Bacopa monnierioides.*


12
20µm

13
30µm


CME
20µm
14

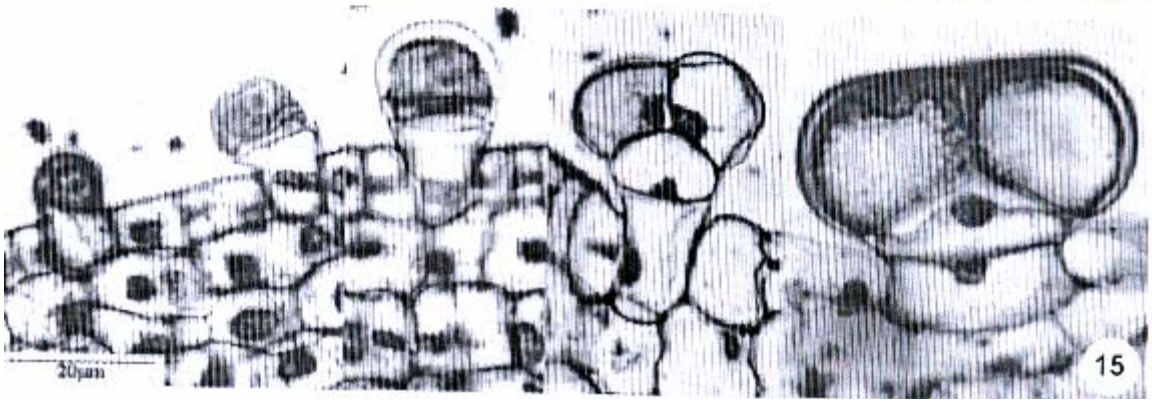

20µm
15

Figura 3.16 - Estômato do caule de *Bacopa monnierioides,* em seção transversal, (seta) crista estomática; (*) câmara subestomática.

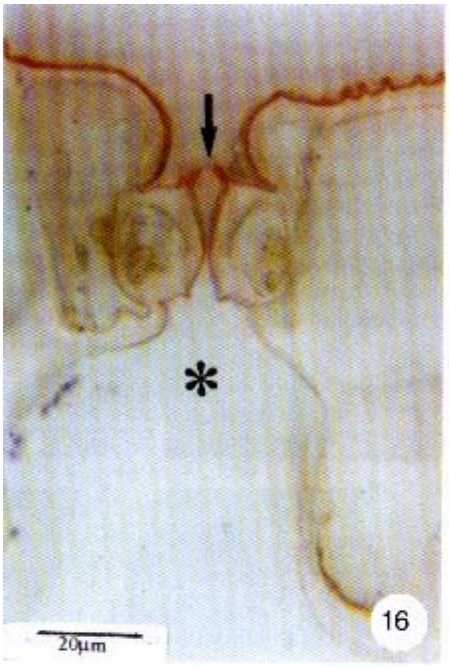
Figura 3.17 - Seção transversal da folha de *Saccharum* sp., observando-se *a* epiderme da face adaxial com células buliformes (seta).

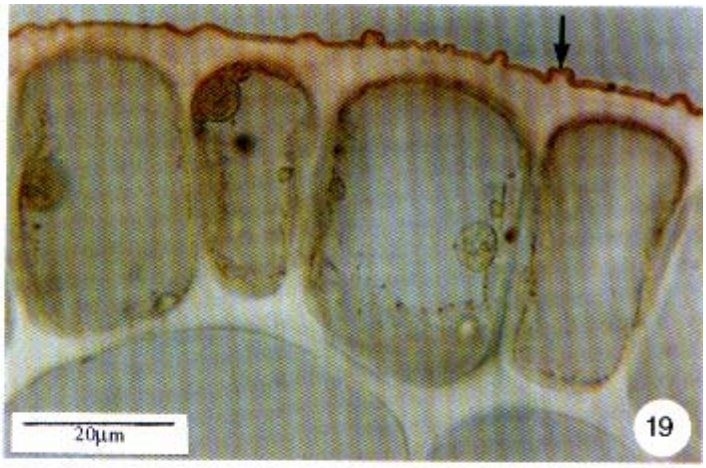
Figura 3.18 - Seção transversal da folha de *Palicourea rígida,* evidenciando-se a epiderme da face adaxial bisseriada.

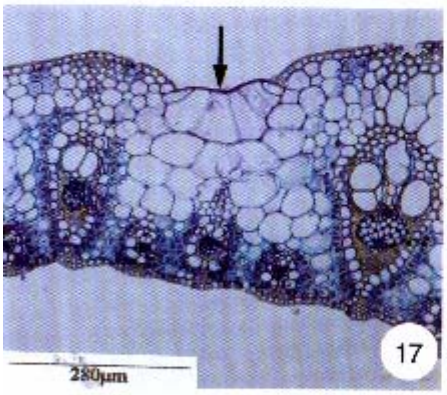
Figura 3.19 - Seção transversal do caule de *Bacopa monnierioides,* evidenciando-se a epiderme com cutícula (seta).

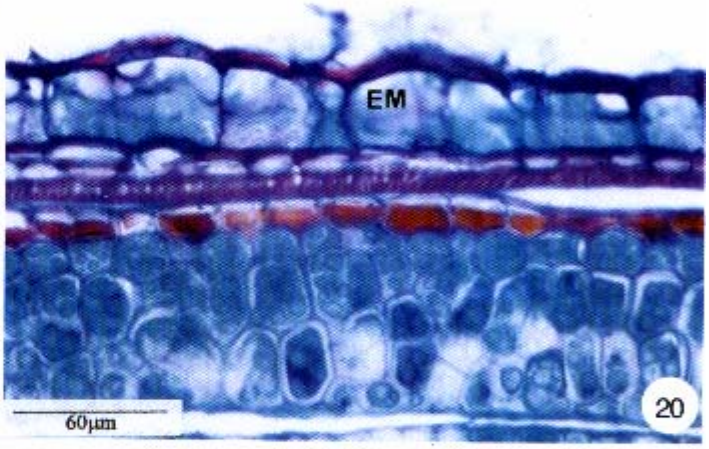
Figura 3.20 - Seção longitudinal da semente de Linum sp., evidenciando-se células epidérmicas mucilaginosas (EM).

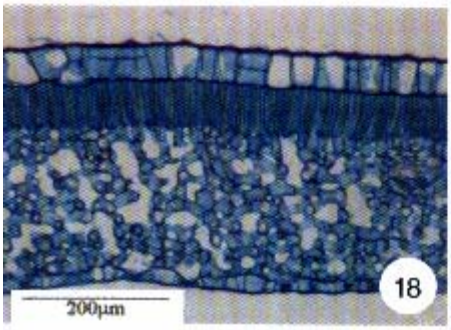
Figura 3.21 - Seção transversal da raiz de *Cattleya* sp., evidenciando-se o velame (V).

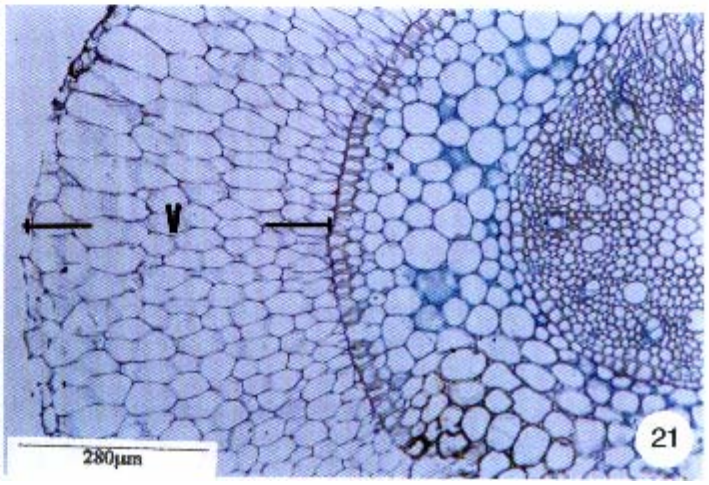

20µm
16


20µm
19


280µm
17


EM
60µm
20

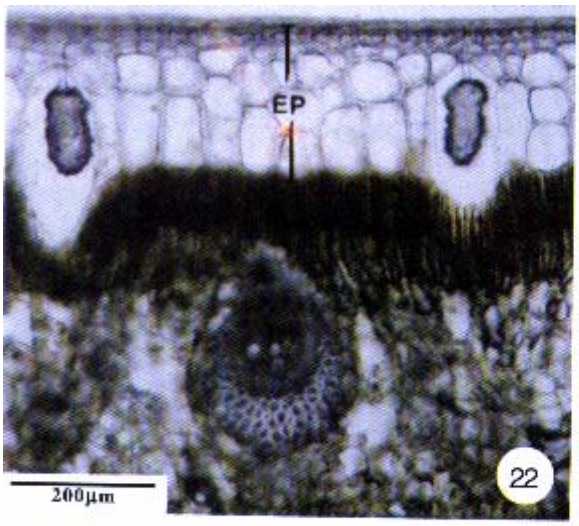

200µm
18


V
280µm
21

Figuras 3.22 e 3.23 - Seções transversais da folha de *Ficus elastica,* evidenciando-se litocistos com cistólitos (*) na epiderme da face adaxial multisseriada (EP).

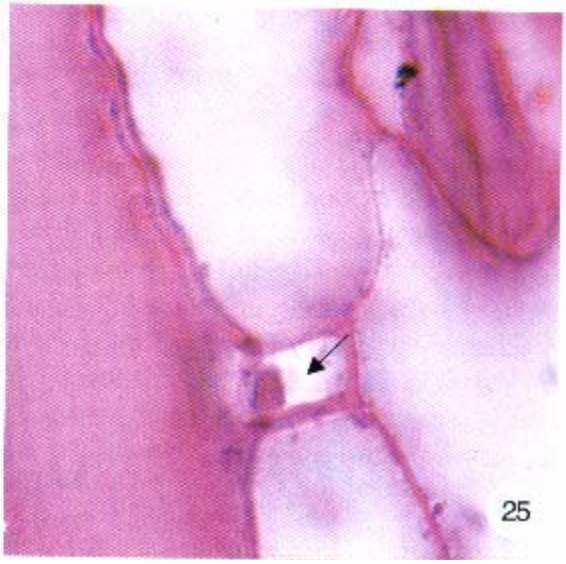
Figura 3.24 - Seção longitudinal do ápice caulinar de *Coffea arábica,* evidenciando-se coléteres (setas) com células em paliçada.

Figura 3.25 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de uma Poaceae, evidenciando-se célula silicosa (seta).


EP
200µm
22

*
50µm
23

200µm
24


25

Capítulo 4

Parênquima, Colênquima e Esclerênquima

Vera Lúcia Scatena[1]
Edna Scremin-Dias[2]

O parênquima, o colênquima *e o* esclerênquima são tecidos simples. Este capítulo trata das características celulares destes tecidos, que pertencem ao sistema fundamental.

Parênquima

Considerações gerais, características e ocorrência

O termo parênquima (do grego para, ao lado de, + *enchem,* vazar, derramar) significa "esparramado ao lado de".

O parênquima do corpo primário da planta desenvolve-se a partir do meristema fundamental no ápice do caule e da raiz, no entanto células parenquimáticas podem originar-se do procâmbio ou do câmbio, nos tecidos vasculares, e do felogênio, na casca. Este tecido é considerado primitivo, pelo fato de desenvolver-se nas plantas multicelulares inferiores. As algas *e* as briófitas são constituídas apenas de parênquima. O tecido parenquimático verdadeiro parece ter surgido, primeiramente, nas algas Charophyceae, que possuem células interligadas às células vizinhas por meio de plasmodesmos. Filogeneticamente, o parênquima é também precursor de outros tecidos, pois os fósseis das plantas terrestres primitivas mostram que estas plantas eram parenquimáticas e, possivelmente, possuíam as mesmas características do parênquima de musgos e hepáticas atuais. Nestes grupos, a maior parte do parênquima está envolvida na fotossíntese. Durante a

[1] Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESR Cx. Postal 199.13506-900 Rio Claro, SR
[2] Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Cx. Postal 549. 79070-900 Campo Grande, MS.

evolução das plantas, o tecido parenquimático sofreu modificações, originando os diferentes tipos de tecidos que constituem o corpo da planta.

O parênquima, tecido constituído de células vivas, é considerado potencialmente meristemático, pois conserva a capacidade de divisão celular, inclusive após suas células estarem completamente diferenciadas. Em razão disso, é grande a sua importância no processo de cicatrização ou regeneração de lesões, como na união de enxertos ou outras lesões mecânicas. Este processo é possível justamente porque as células parenquimáticas podem retomar sua atividade meristemática quando sofrem alterações artificiais ou não, diferenciando-se em outros tipos de células. Em certos casos, as células parenquimáticas podem desenvolver paredes secundárias lignificadas.

O parênquima é constituído de células, em geral, isodiamétricas, *as* quais podem possuir formatos diversos. Se as células parenquimáticas forem imaginadas em três dimensões, poder-se-á ter noção do seu formato multifacetado, embora nas ilustrações seja possível evidenciá-las apenas em duas dimensões. As células parenquimáticas, geralmente, possuem paredes delgadas, compostas de celulose, hemicelulose e substâncias pécticas. Estas substâncias são depositadas, constituindo a parede celular primária, que é cimentada às paredes das células adjacentes pela lamela mediana. Existem locais na parede celular primária, onde há menor depósito de substâncias: são os conhecidos campos de pontoação primária. A presença destes campos indica que as células parenquimáticas possuem o protoplasma vivo e se comunicam entre si, ou com os tecidos adjacentes, via plasmodesmas que ocorrem nessas regiões.

Apesar de proporcionalmente pequenos, os núcleos das células parenquimáticas são, normalmente, evidentes; no entanto, esta característica pode diferir, dependendo da função desempenhada pela célula. Os vacúolos das células parenquimáticas, que em geral ocupam grande volume celular, podem também ser pequenos e numerosos, dependendo da função que estas células desempenham, principalmente se for a de secreção.

Durante a formação do tecido parenquimático ocorre a dissolução da lamela mediana, formando os espaços intercelulares esquizógenos (Figs. 4.6, 4.7 e 4.8), que podem diferir no tamanho, conforme a localização e a função do tecido. Os espaços intercelulares, característicos do parênquima, podem também ocorrer a partir da lise das células, que desintegra algumas delas e, em conseqüência, forma *os* espaços lisógenos. Esse tipo de espaço intercelular é, em geral, grande, e ocorre em plantas aquáticas e na região central de caules fistulosos.

O tecido parenquimático está distribuído em quase todos os órgãos da planta: na medula e no córtex da raiz e do caule (Figs. 4.1 e 4.6), no pecíolo e no mesofilo das folhas (Figs. 4.3 a 4.5), nas peças florais e nas partes carnosas dos frutos. Também no periciclo, as células parenquimáticas podem dispor-se em uma ou mais camadas, e nos tecidos vasculares, entre *os* elementos de transporte. Tanto as células do periciclo quanto as do sistema vascular primário têm origem procambial. As células presentes nos raios parenquimáticos dos tecidos vasculares secundários são originadas do câmbio. As células do parênquima podem apresentar características especiais, que possibilitam o desempenho de atividades essenciais na planta como fotossíntese, reserva, transporte, secreção e excreção. O parênquima que está presente no xilema e floema constitui caminho importante para o movimento de substâncias - água e elementos orgânicos - entre a parte viva e a não-viva do sistema vascular.

Células parenquimáticas isoladas podem conter diversas substâncias, diferindo, quanto ao conteúdo ou à forma, das demais células parenquimáticas. Neste caso são chamadas de células parenquimáticas idioblásticas (Figs. 4.20 e 4.23). Estas células às vezes contêm substâncias mucilaginosas, como ocorre em muitas monocotiledôneas e em cactáceas, ou

apresentam mirosina, que é uma enzima presente nas crucíferas, por exemplo. Além disso, podem conter óleos (em Lauraceae) ou portar cristais de diversos tipos (Pontederiaceae, Melastomataceae, entre outras). Em células parenquimáticas idioblásticas portadoras de cristais é comum a presença de mucilagem associada, como em *Dioscoria e* algumas Araceae.

De maneira geral, podem distinguir-se três tipos básicos de parênquima: de preenchimento ou fundamental, clorofiliano e de reserva.

Parênquima de preenchimento

Este tecido, também denominado parênquima fundamental, está presente na região cortical e medular do caule, da raiz e do pecíolo e nas nervuras salientes da folha. Suas células podem ter formas variáveis - poliédricas, cilíndricas ou esféricas - e conter cloroplastos, amiloplastos, cristais e várias substâncias secretadas, como compostos fenólicos e mucilagem.

Parênquima clorofiliano ou clorênquima

A característica principal deste parênquima é ser fotossintetizante. Em razão da presença dos cloroplastos, converte energia luminosa em energia química, armazenando-a na forma de carboidratos. A forma das células do parênquima clorofiliano pode ser variável, dependendo do órgão e da espécie em que ele está presente e do ecossistema a que pertence a planta. As células do parênquima clorofiliano podem dispor-se de modo a favorecer uma grande superfície de contato com as outras células, facilitando a captação de energia luminosa e dos elementos gasosos necessários à realização da fotossíntese. O vacúolo destas células é grande e empurra os cloroplastos junto à parede, formando uma camada uniforme dessas organelas na periferia da célula, local mais apropriado para a absorção do gás carbônico. Esse tipo de tecido é encontrado no mesofilo (Figs. 4.4 e 4.5), podendo estar presente também em caules jovens (Fig. 4.1) ou em outros órgãos que realizam fotossíntese (Fig. 4.14). Há parênquima clorofiliano dos seguintes tipos: paliçádico, esponjoso, regular, plicado e braciforme.

- Parênquima paliçádico – É encontrado principalmente no mesofilo e constituído de um ou mais estratos celulares, com grande quantidade de cloroplastídios e poucos espaços intercelulares. As células deste parênquima são mais altas que largas, e o termo paliçádico é aplicado pela semelhança deste tecido com a paliçada, que é um tapume feito com estacas fincadas na terra formando uma cerca (Figs. 4.4 e 4.5).

- Parênquima esponjoso – Também conhecido como lacunoso, apresenta células de formato irregular, com projeções laterais, conectadas às células adjacentes, delimitando espaços intercelulares, que podem ter amplitudes variadas. As células do parênquima esponjoso conectam-se com as células do parênquima paliçádico, podendo, neste caso, ter formato diferenciado das demais células esponjosas, bem como estar conectadas a várias células do paliçádico (Figs. 4.4 e 4.5). Nesta situação denominam-se células cole-toras, e seu formato pode constituir característica de valor taxonômico.

- Parênquima regular - Contém células de formato pouco variável, normalmente arredondadas; o conjunto celular tem aspecto homogéneo (Fig. 4.3).

- Parênquima plicado - A característica principal de suas células é possuir reentrâncias, assemelhando-se a dobras, e daí vem o seu nome plicado, que significa pregueado (Fig. 4.2). E encontrado em plantas com área foliar ou mesofilo reduzido, como nas acículas de *Pinus* e em folhas de bambu *(Bambusa), e* tem como função aumentar a área da célula.

- Parênquima braciforme - As células braciformes apresentam grandes projeções laterais que formam "braços" que conectam células adjacentes, delimitando lacunas. Este parênquima pode ocorrer no mesofilo de algumas espécies de Bromeliaceae e Cyperaceae, mas também é muito comum nos diafragmas que interrompem as lacunas aeríferas das plantas aquáticas (Figs. 4.7, 4.8 e 4.19).

O transporte de solutos a curta distância pode ser realizado por meio de células parenquimáticas especiais denominadas células de transferência. Estas células possuem invaginações na parede celular que aumentam muito a superfície da membrana plasmática, facilitando o transporte de solutos a curtas distâncias.

Parênquima de reserva

A função principal deste tecido é armazenar substâncias provenientes do metabolismo primário das plantas. As reservas podem estar na forma de solução açucarada, sacarose dissolvida no vacúolo, tendo como exemplo o colmo da cana-de-açúcar; no citoplasma estas reservas ocorrem na forma de partículas sólidas, como a inulina da raiz de dália, ou líquida, como as gotas de óleos presentes no endosperma da mamona *(Ricinus communis).* As reservas são, normalmente, de proteínas, como as presentes nos cotilédones de soja (*Glycine max)*. As substâncias de reserva podem ser depositadas em organelas citoplasmáticas, como nos amiloplastos, que armazenam amido no tubérculo da batata-inglesa, ou em raízes e outros órgãos armazenadores de diversas plantas.

O parênquima de reserva está distribuído em órgãos de plantas que podem ser utilizadas como alimento, a exemplo de raízes, rizomas, algumas folhas, frutos e sementes de várias espécies de interesse econômico. No entanto, este parênquima pode funcionar como meio para a planta evitar o estresse de determinado ecossistema, constituindo um tecido que desempenha importante função, em espécies adaptadas a ambientes xéricos e ambientes aquáticos, armazenando água e ar, respectivamente. Dependendo do tipo de substância que o parênquima de reserva armazena, ele pode *receber* uma denominação específica, para melhor caracterizar sua especialidade; sendo assim, classifica-se em amilífero, aerífero ou aerênquima, e aquífero.

- Parênquima amilífero - As células deste parênquima reservam grãos de amido, sendo este carboidrato depositado nos amiloplastos. O parênquima amilífero ocorre nos caules da batata-inglesa, na raiz da batata-doce e da mandioca, nos rizomas de várias espécies de monocotiledôneas, e outros órgãos subterrâneos de mono e dicotiledôneas (Fig. 4.25). Estas reservas contidas nas células do parênquima amilífero podem servir de alimento a diversas espécies de animais ou constituir estratégia para sobrevivência de plantas que habitam ambientes com sazonalidade bem definida. Neste caso, os órgãos subterrâneos permanecem ricos em amido durante o período em que o ambiente possui algum fator limitante para a propagação da espécie, sendo consumido quando as condições ambientais estiverem favoráveis.

- Parênquima aerífero, ou aerênquima - A especialidade deste parênquima é armazenar ar entre suas células. Este tecido tem como principal característica a presença de grandes e numerosos espaços intercelulares ou lacunas, onde o ar é acumulado (Figs. 4.16 e 4.20). O aerênquima é comum principalmente em plantas aquáticas, mas pode estar presente em outras plantas, em geral naquelas que habitam solos sujeitos ao alagamento (Fig. 4.22). As grandes lacunas encontradas no aerênquima podem estar interceptadas por diafragmas - septos de células braciformes que interrompem os grandes espaços intercelulares existentes, longitudinalmente, nos órgãos da planta (Figs. 4.23 e 4.26). Ao interromper as lacunas, os diafragmas evitam o colapso do órgão caso haja uma lesão na parte submersa da planta, pois restringe a entrada de água a um único compartimento da lacuna. Os diafragmas fornecem sustentação às folhas, escapos e caules, além de constituírem áreas extras de fotossíntese, quando portadores de cloroplastos (Figs. 4.7 e 4.8).

- Parênquima aqüífero - As células deste tecido são especializadas em armazenar água. São volumosas, com grande vacúolo e paredes finas e geralmente desprovidas de cloroplastos. Apesar de finas, as paredes contêm, normalmente, barras espessadas de celulose, lignificadas ou não, que desempenham a função de dar sustentação às células (Figs. 4.17 a 4.19). A presença das barras de espessamento normalmente evita o colapso das camadas celulares, em caso do estresse de seca. As células aqüíferas são ricas em mucilagem, o que aumenta sua capacidade de reter água, pois a mucilagem é hidrófila. O parênquima aqüífero é encontrado em folhas e caules de plantas suculentas, como as Cactaceae, e em folhas e raízes de plantas epífitas e xerófitas (Figs. 4.18 e 4.19). Plantas sujeitas ao estresse salino, como *Rhizophora mangle,* podem apresentar grande quantidade deste tecido, distribuída nos seus órgãos.

Colênquima

Considerações gerais, características e ocorrência

O termo colênquima é derivado da palavra grega *colla,* que significa cola ou substância glutinosa, referindo-se ao espessamento fino e brilhante, característico das paredes primárias das células do colênquima.

Constituído de células vivas, este tecido origina-se do meristema fundamental e a plasticidade da parede celular possibilita o crescimento do órgão ou do tecido até atingir a maturidade. A parede celular do colênquima possui celulose, grande quantidade de substâncias pécticas e água (60% do peso é água). Quando observadas ao microscópio fotônico, *m vivo,* as células do colênquima apresentam paredes de cor branca e brilhante. As paredes celulares são também primárias espessadas; no entanto, o espessamento é irregular, havendo algumas regiões em que elas são mais espessas e outras em que são mais delgadas, encontrando-se nestas os campos de pontoação primária. Suas células podem conter cloroplastos, mas o número destas organelas pode variar, diminuindo nas células colenquimáticas mais especializadas.

O colênquima é um tecido que apresenta a função de sustentar as regiões e órgãos da planta que possuem crescimento primário, ou que estão sujeitos a movimentos constantes. Neste caso, este tecido pode apresentar espessamento mais acentuado das paredes celulares. Como possui paredes flexíveis, com áreas mais espessas que outras, o colênquima é encontrado em órgãos ou regiões que ainda estão sofrendo distensão, bem como em caules de plantas herbáceas e pecíolos das folhas. Também pode estar presente nas nervuras de maior porte e no bordo das folhas e em raízes aquáticas e aéreas.

As células do colênquima possuem semelhança com as do parênquima, por terem protoplasto vivo e campo de pontoação primária, além de serem capazes de retomar a atividade meristemática e se dividirem. Exemplo desta situação é a instalação do felogênio a partir do colênquima. Geralmente, este tecido se encontra em regiões mais tenras e mais facilmente atacadas por herbívoros e microrganismos, levando à necessidade de cicatrização e regeneração celular. Essas alterações ocorrem porque o colênquima pode voltar a se dividir e formar uma camada de cicatrização.

O colênquima dispõe-se em posição superficial, na forma de cordões, ou constituindo um cilindro contínuo nos diferentes órgãos da planta: abaixo da epiderme, no pecíolo e nas nervuras de maior porte das folhas, na periferia dos caules, no eixo de inflorescência e nas peças florais, frutos e raízes. Suas células podem dividir-se outra vez e diferenciar-se novamente, principalmente nos órgãos que possuem movimento constante.

As células do colênquima têm formas variáveis, podendo apresentar-se curtas, longas ou isodiamétricas. Com o envelhecimento das células, o padrão de espessamento pode ser alterado e normalmente o lume celular fica arredondado; sendo assim, determinado tipo de colênquima pode sofrer alteração e transformar-se em outro. O termo colenquimatoso refere-se ao tecido que apresenta certas características de colênquima, como um espessamento mais acentuado das paredes celulares, e, no entanto, não é um colênquima. Nos locais onde parênquima e colênquima estão em contato, pode haver formas transicionais entre parênquima e colênquima típicos; neste caso, as células podem possuir tipos de espessamento intermediários.

A exemplo do que ocorre nos caules de *Salvia officinalis,* as paredes do colênquima às vezes sofrem espessamento mais acentuado e lignificam-se, convertendo-se em esclerênquima. Este fato é decorrente do processo de lamelação da parede celular; as lamelas mais internas formam um extrato rico em celulose, que mais tarde será impregnado de lignina. Posteriormente ocorrerão novos depósitos concêntricos de lamelas de celulose, que irão se lignificar. Como resultado deste processo, progressivamente desaparecem as substâncias pectocelulósicas das paredes do colênquima, formando um tecido de lume celular reduzido, com paredes espessas e altamente lignificadas. O espessamento adicional de fibrilas de celulose nas paredes celulares do colênquima ocorre por meio da intussuscepção de microfibrilas de celulose, um fenômeno que tem merecido atenção especial dos pesquisadores que trabalham com ultra-estrutura da célula vegetal, nos dias atuais.

O colênquima é classificado conforme o tipo de espessamento da *parede* celular, observada em seção transversal, e pode ser angular; lamelar, tangencial ou em placa; lacunar; e anelar, ou anular.

- Colênquima angular - Neste colênquima há espessamento da parede celular na seção longitudinal e nos ângulos, nos pontos em que se encontram três ou mais células. Em seção transversal, os ângulos das células assumem formato triangular (Figs. 4.9 e 4.13). Às vezes há variação no colênquima angular com a dissolução da lamela mediana em alguns pontos, formando espaços intercelulares. Neste caso, é classificado como colênquima angular lacunar. O colênquima angular é o tipo mais comum e ocorre em caules e pecíolos de espécies de Cucurbitaceae, Asteraceae (Fig. 4.9), nos pecíolos da folha de *Nymphaea* etc.

- Colênquima lamelar, tangencial ou em placa - Este colênquima apresenta espessamento em todas as paredes tangenciais externas e internas das células. E pouco comum e ocorre em caules jovens e pecíolos das folhas de sabugueiro *(Sambucus),* de dente-de-leão (*Taraxacum)* e *Rhamnus* (Figs. 4.12 e 4.15).

- Colênquima lacunar - Neste colênquima, os espessamentos estão nas paredes celulares que delimitam os espaços intercelulares bem desenvolvidos. Ocorre nos eixos das inflorescências de *Dahlia* e nos pecíolos de várias espécies de Asteraceae.

- Colênquima anelar, ou anular - As células deste colênquima apresentam as paredes celulares com espessamento mais uniforme, ficando o lume celular circular em seção transversal. É um tipo bastante freqüente de colênquima e pode ser observado na nervura principal das folhas de espécies de dicotiledôneas, em geral (Fig. 4.1).

Esclerênquima

Considerações gerais, características e ocorrência

O termo esclerênquima é derivado do grego *skleros,* que significa duro. A característica principal deste tecido é a presença de paredes secundárias espessadas, lignificadas ou não, havendo espessamento homogêneo e regular da parede celular. O esclerênquima *é* um tecido de sustentação, presente na periferia ou nas camadas mais internas do órgão (Fig. 4.21), no corpo primário ou secundário da planta. Originado do meristema fundamental,

da mesma forma que o parênquima e o colênquima, este tecido faz parte do sistema do corpo primário da planta. As células do esclerênquima, em geral, não possuem protoplasto vivo na maturidade, sendo esta uma das principais diferenças entre este tecido e o colênquima, além da presença de lignina e do espessamento secundário e uniforme das paredes.

A parede secundária é composta de celulose, hemicelulose, substâncias pécticas e cerca de 35% de lignina. A lignina é uma substância amorfa, presente nas plantas vasculares, formada pela polimerização de vários álcoois, como o p-coumaril, o coniferil e o sinaptil. A ausência de lignina nas células de esclerênquima é rara, mas pode acontecer em algumas espécies. As células do esclerênquima podem manter seu protoplasto ativo, mesmo depois de totalmente diferenciadas; neste caso, as paredes muito espessadas são ricas em pontoações, situação comum em fibras e nas esclereídes.

Durante a ontogênese das células de esclerênquima, a parede, ainda com elasticidade, pode ser deformada em conseqüência da tensão ou pressão exercida pelas células dos outros tecidos. Em decorrência do crescimento intrusivo e simplástico, essas células podem alargar-se e assumir formas e tamanhos variados e peculiares, a exemplo das fusiformes e retangulares. As células do esclerênquima podem ser classificadas de acordo com sua forma e, ou, função.

A lignificação das células do esclerênquima inicia-se pela lamela mediana e parede primária; depois atinge a parede secundária. A lignina é muito inerte e fornece um revestimento estável, evitando ataques químico, físico e biológico. Enquanto a água e a maioria das substâncias nela dissolvidas passam facilmente pela parede primária, na parede secundária a passagem é extremamente lenta.

O esclerênquima pode estar presente nas raízes, caules, folhas, eixos florais, pecíolos, frutos e nos vários estratos das sementes. As células do tecido esclerenquimático são encontradas em faixas ou calotas, ao redor dos tecidos vasculares, fornecendo proteção e sustentação. As células pétreas, que são esclereídes, podem estar presentes nos caules, em folhas ou ainda em frutos, como na parte suculenta da pêra.

As células do esclerênquima às vezes funcionam como camada protetora ao redor do caule, sementes e frutos imaturos, evitando que os animais e insetos se alimentem deles. Parte desta proteção é devida à presença da lignina, a qual, por não ser digerida pêlos animais, constitui uma forma de defesa para a planta. Há, basicamente, dois tipos de células no esclerênquima: fibras, que são células mais longas que largas, e esclereídes, células menores. No entanto, esta definição não é suficiente para diferenciá-las, pois existem esclereídes mais alongadas e fibras relativamente curtas. Neste caso, pode-se usar o critério das pontoações, já que as esclereídes possuem pontoações com aberturas arredondadas, estreitas, que podem ser ramificadas, e geralmente em maior número que nas fibras.

Fibras

As fibras são células longas, de paredes celulares secundárias grossas, geralmente lignificadas, e com as extremidades afiladas. Estão distribuídas nas diferentes partes do vegetal e podem ser encontradas como idioblastos isolados, a exemplo dos folíolos de *Cycas,* ou formando feixes. Devido ao espessamento da parede, que pode ser muito acentuado, o lume celular é reduzido, ocasionando, em geral, a morte das células na maturidade. No entanto, se as paredes celulares possuírem muitas pontoações e o protoplasto for ativo, as fibras podem ser vivas. São exemplos de fibras vivas as encontradas no sabugueiro *(Sambucus),* com função de reservar amido.

As fibras têm como principal função sustentar as partes do vegetal que não se alongam mais. São encontradas nas formas de cordões ou feixes, em diferentes partes do corpo primário da planta. Quando fazem parte do xilema ou do floema, desenvolvem-se a partir do procâmbio ou do câmbio, e são denominadas fibras xilemáticas ou floemáticas. Estas fibras apresentam formas variadas, apesar de terem origem comum. As fibras de esclerênquima às vezes se encontram presentes, formando bainha ao redor dos feixes vasculares. São oriundas do meristema fundamental ou do periciclo e, neste caso, denominam-se fibras pericíclicas (Figs. 4.3 e 4.10).

Dependendo da espessura da parede, do tipo e da quantidade das pontoações, podem-se distinguir dois tipos principais de fibras xilemáticas: as fibras libriformes e as fibrotraqueídes. As libriformes são geralmente maiores que as traqueídes da planta em que se encontram. Possuem paredes muito espessadas e pontoações simples. As fibrotraqueídes são formas intermediárias entre as traqueídes e as fibras libriformes. Suas paredes possuem espessura média, no entanto maior que a das paredes das traqueídes. As pontoações presentes nas fibrotraqueídes são areoladas, contudo as câmaras de pontoações são menores que as das traqueídes. Os tipos intermediários entre fibras e esclereídes podem ser chamados de fibroesclereídes, que apresentam células com paredes muito espessadas, raras pontoações e em geral são células mortas.

Algumas fibras contêm protoplasto vivo e se caracterizam pela presença de septos, sendo denominadas fibras septadas. Às vezes estão presentes no floema, no xilema, ou não se associam ao sistema vascular, como as que estão presentes nas palmeiras. Estas fibras podem acumular amido, óleos, resinas e cristais. Quando acumulam amido, possuem a função de reserva e podem ser encontradas na parte lenhosa do caule, tendo células parenquimáticas ao redor; são células vivas armazenadoras, suprindo as células parenquimáticas de nutrientes, principalmente nas fases em que a espécie passa por período de estresse.

Algumas fibras presentes no xilema secundário de dicotiledôneas são denominadas gelatinosas ou mucilaginosas. Estas fibras são pobres em lignina e possuem grande quantidade de alfa-celulose na porção mais interna da parede secundária. Esta porção, chamada de "camada G", absorve muita água e pode intumescer-se e ocupar todo o lume da fibra. Também, às vezes, perde água e se contrai, deslocando-se do restante da parede. As fibras gelatinosas são freqüentemente vivas, podendo ter a parte periférica da parede lignificada. De aspecto gelatinoso, encontram-se em caules ou tecidos com torção, sendo comuns no lenho de tensão e em sistemas subterrâneos.

As fibras podem ter valor económico e ser exploradas com fins comerciais, como é o caso de algumas espécies de dicotiledôneas, a exemplo do cânhamo, linho e rami. O tamanho das fibras presentes nos caules do cânhamo (*Cannabis satíva)* varia de 0,5 a 5,5 cm. As fibras do linho *(Linum usiïatissimum*) podem ter 0,8 a 6,9 cm de comprimento. As fibras do rami

(Boehmeria nivea) constituem as maiores células encontradas nas plantas vivas, podendo atingir até 55 cm de comprimento. Outras fibras economicamente importantes, como a do cânhamo de Manila e do sisal do nordeste do Brasil, são extraídas de folhas de monocotiledôneas.

Esclereídes

As esclereídes são células que se encontram isoladas ou em grupos esparsos, por todo o sistema fundamental da planta. Estas células possuem paredes secundárias espessas, muito lignificadas, com numerosas pontoações simples, que podem ser ramificadas ou não. As esclereídes não constituem um tecido definido e se encontram em camadas mais ou menos extensas ou formando aglomerados de células, sendo mais comum ocorrerem isoladas; neste caso, são denominadas idioblastos esclereidais ou esclereídes idioblásticas. Esclereídes podem estar presentes na epiderme, no sistema fundamental e no sistema vascular. Normalmente, compõem o tegumento das sementes (por exemplo, de *Phaseolus),* as cascas das nozes e o caroço (endocarpo) das drupas, além de fornecerem à pêra a textura empedrada. Estas células têm formatos variáveis, são geralmente ramificadas e, de acordo com a morfologia, podem classificar-se em:

- Esclereídes fibriformes ou fibras isoladas – Têm a forma de fibra, ramificada ou não. São encontradas, por exemplo, em raízes de plantas do mangue e em folha de *Camellia.*

- Esclereídes colunares – Assemelham-se a colunas e podem apresentar pequenas ramificações nas extremidades. Estão presentes no mesofilo de plantas da caatinga e do cerrado, bem como em diversas plantas xerófitas. Nas plantas submetidas ao estresse de dessecamento, as esclereídes colunares podem fornecer suporte, evitando o colapso do órgão (Figs. 4.5 e 4.11).

- Osteoesclereídes – Constituem um tipo de esclereíde colunar. São dilatadas ou ramificadas nas extremidades, assemelhando-se a um osso ou a um porrete. Recobrem sementes e também se encontram no mesofilo de plantas xerófitas.

- Astroesclereídes – São ramificadas e freqüentemente possuem formato estrelado; presentes em pecíolos de folhas de *Thea* e *Nymphaea* (Fig. 4.16).

- Tricoesclereídes – Assemelham-se a tricomas ou pêlos ramificados. As ramificações das esclereídes penetram entre as células, ou nos espaços intercelulares amplos, ou nas câmaras aeríferas, como é o caso do limbo e pecíolo da folha de *Nymphaea gardneriana* (Figs. 4.24 e 4.27) e *Nymphoides indica.* São encontradas também em raiz de costela-de-adão *(Monstera deliciosa)* e em folha de oliveira *(Olea europaea).*

- Macroesclereídes, ou células de Malpighi – Podem também ser colunares e, com freqüência, formam uma camada em paliçada no tegumento das sementes de leguminosas, por exemplo.

- Braquiesclereídes, ou células pétreas – Possuem formato aproximadamente isodiamétrico e frequentemente se encontram agrupadas. Estas esclereídes têm paredes moderadamente espessas e numerosas pontoações, assemelhando-se, em forma, às células parenquimáticas. Isso é uma forte indicação de que as braquiesclereídes se desenvolvem a partir de células parenquimáticas. Desenvolvem-se principalmente na medula, córtex e casca do caule e em partes macias de muitos frutos, como a pêra (*Pyrus malus*).

A classificação das esclereídes pode variar muito, dependendo do autor. Assim, termos adicionais são empregados por diversos autores, para denominar formas distintas de esclereídes que aparecem nas folhas ou em outros órgãos.

Leitura Complementar

CUTTER, E.G. **Anatomia vegetal** - Parte I: células e tecidos. São Paulo: Ed. Roca, 1986, 304 p.

CUTTER, E.G. **Anatomia vegetal** - Parte II: órgãos, experimentos e interpretação. São Paulo: Ed. Roca, 1987. 330 p.

ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes.** São Paulo: Edgard Blucher, 1974. 203 p.

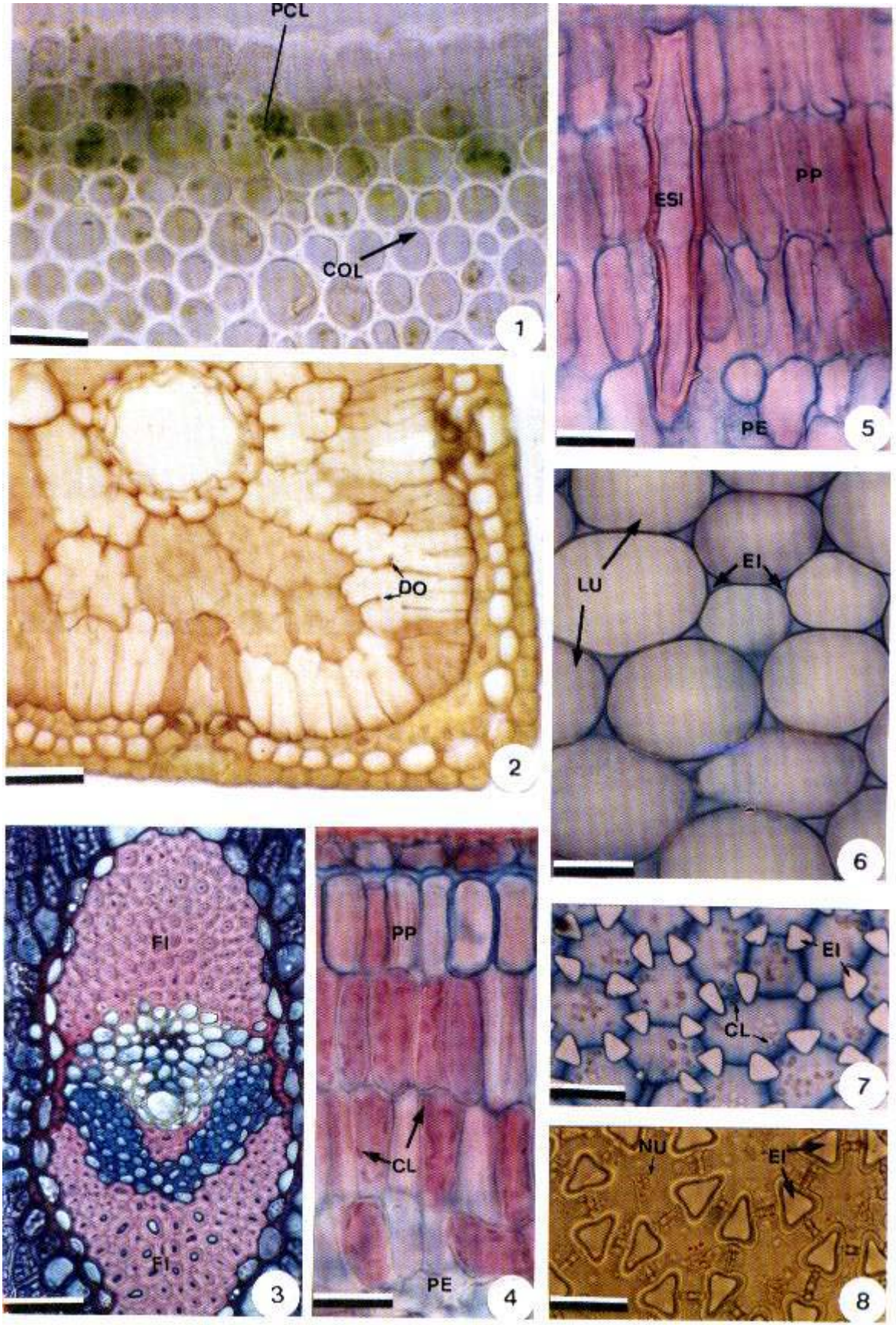
FAHN, A. **Plant anatomy.** 4. ed. New York: Pergamon Press, 1990.

MAUSETH, J.D. **Plant anatomy.** Menlo Park: Benjamin & Commings, 1988.

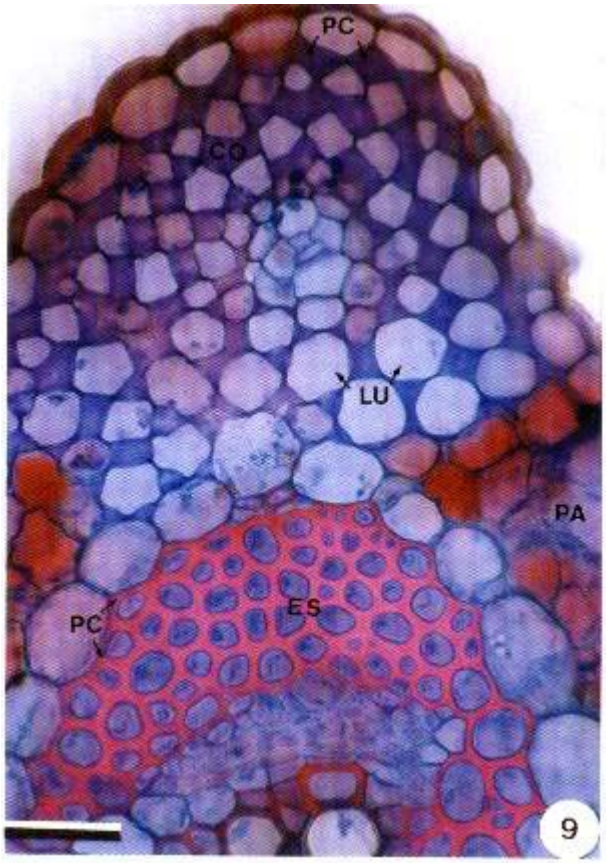
MAUSETH, J.D. **Botany:** an introduction to plant biology. San Francisco: Saunders College, 1991.

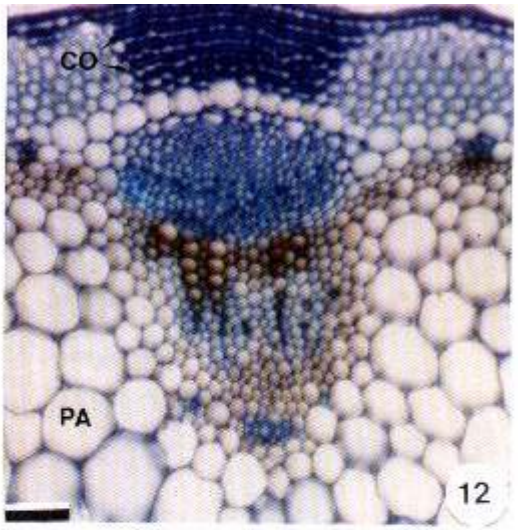
RUDALL, R **Anatomy of flowering plants:** an introduction to structure and development. London: Edward Arnolds, 1987. 80 p.

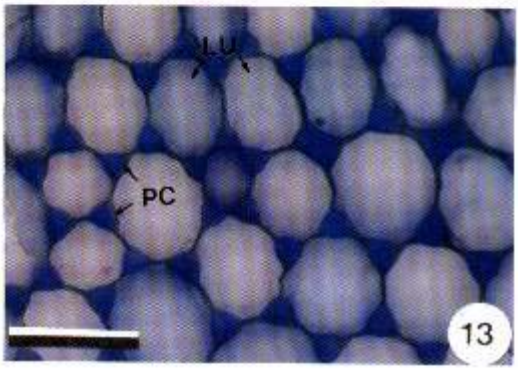
Figuras 4.1 a 4.8 - Seções transversais de diversos órgãos de plantas, evidenciando-se as diferenças entre os vários tecidos. 4.1 - Caule in *uivo* de *Bidens pilosa* (Asteraceae) com colênquima anelar e parênquima clorofiliano; 4.2 - Folha de *Pinus* sp. (Pinaceae) com parênquima plicado; 4.3 - Folha de Velloziaceae, observando-se fibras ao redor do feixe vascular *e* parênquima clorofiliano; 4.4 e 4.5 - Folha de *Camellia* (Theaceae) com parênquima paliçádico, parênquima esponjoso e esclereíde colunar; 4.6 - Escapo floral de *Hemerocalis* sp. (Liliaceae), evidenciando-se o parênquima medular; 4.7 e 4.8 - Células parenquimáticas braciformes do diafragma dos pecíolos de *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae) com espessamento menos acentuado (4.7) e espessamento mais acentuado (4.8) nas paredes primárias. PCL = parênquima clorofiliano; COL = colênquima; DO = dobras das paredes celulares; FI = fibras; ESI = esclereíde, PP = parênquima paliçádico; PE = parênquima esponjoso; LU = lume celular; El = espaço intercelular; CL = cloroplastídios; NU = núcleo. Escalas: 4.1 e 4.4 a 4.8 = 50 μm; 4.2 e 4.3 = 100 μm.

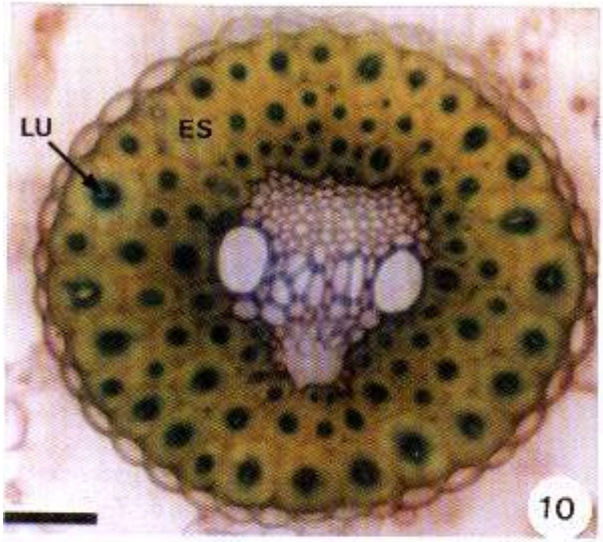

PCL
COL
1
ESI
PP
PE
5
DO
2
LU
EI
6
FI
FI
3
PP
CL
PE
4
EI
CL
7
NU
EI
8

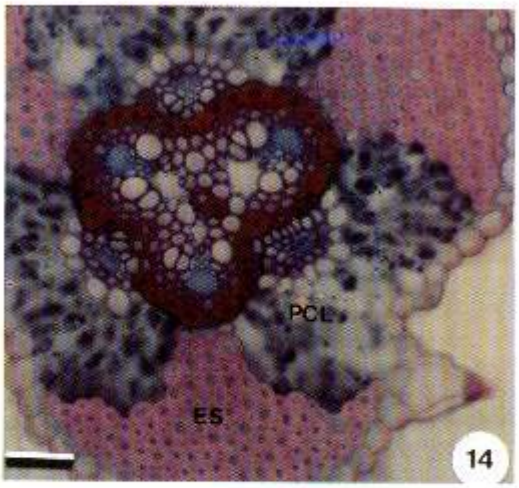
Figuras 4.9 a 4.15 - Seções transversais de diversos órgãos vegetais, evidenciando-se as diferenças na estrutura dos tecidos. 4.9 - Caule de *Bidens pilosa* (Asteraceae) com colênquima angular e esclerênquima; 4.10 - Grupo de fibras esclerenquimáticas do feixe vascular da folha de *Syngonantus caracensis* (Eriocaulaceae); 4.11 -Esclereídes da folha de *Camellia* (Theaceae); 4.12 - Colênquima lamelar do caule de dente-de-leão (Taroxacum - Asteraceae); 4.13 - Colênquima angular do caule de Melastomataceae; 4.14 - Escapo floral de *Syngonantus anthemidiflorus,* evidenciando-se grupos de esclerênquima alternados com parênquima clorofiliano; 4.15 - Região cortical de *Bidens pilosa,* evidenciando-se colênquima lamelar e esclerênquima. CO = colênquima; PC = parede celular; LU = lume celular; ES = esclerênquima; PA = parênquima; PCL = parênquima clorofiliano. Escalas: 4.9, 4.12 e 4.15 = 100 μm; 4.10 = 20 μm; 4.11, 4.13 e 4.14 = 50 μm.

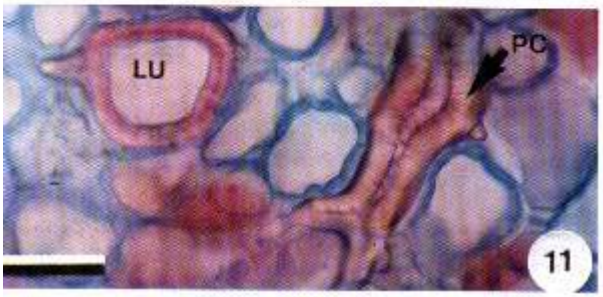

PC
CO
LU
PA
PC
ES
9

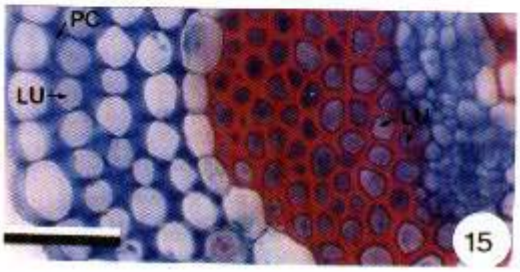

CO
PA
12


LU
PC
13

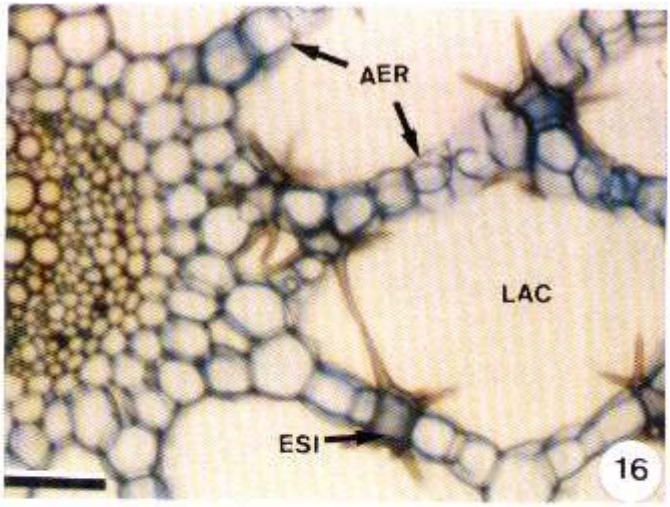

LU
ES
10

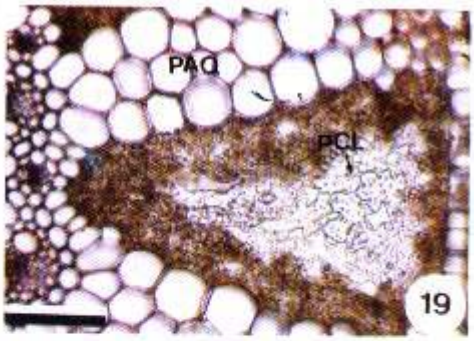

PCL
ES
14

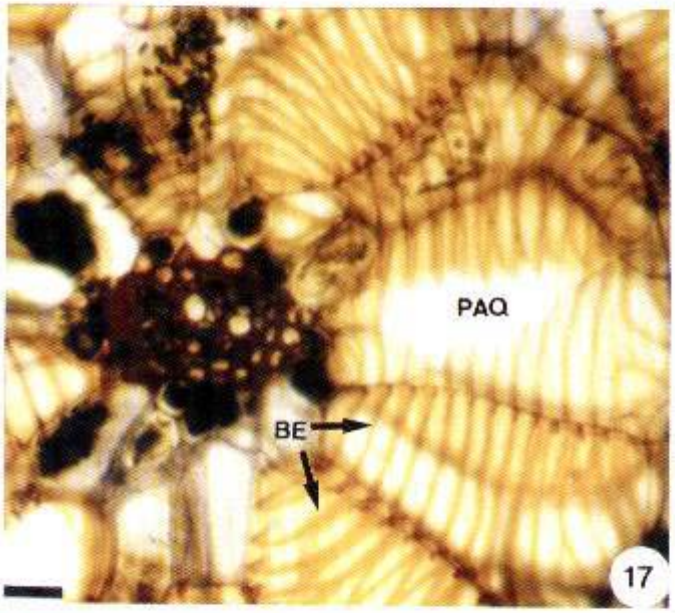

LU
PC
11

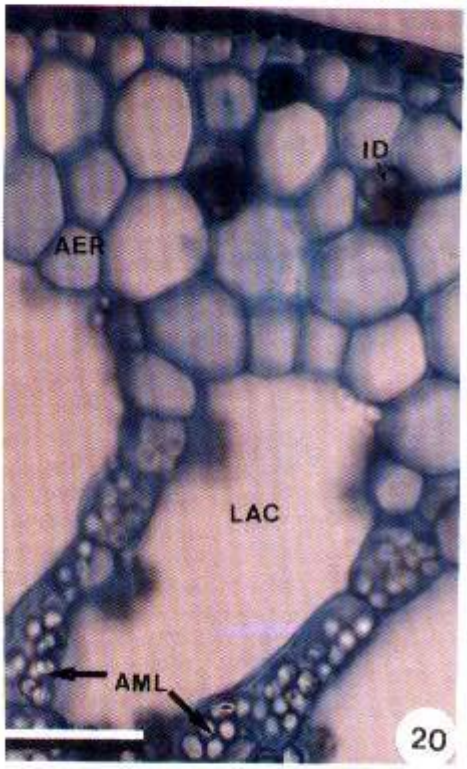

PC
LU
LU
15

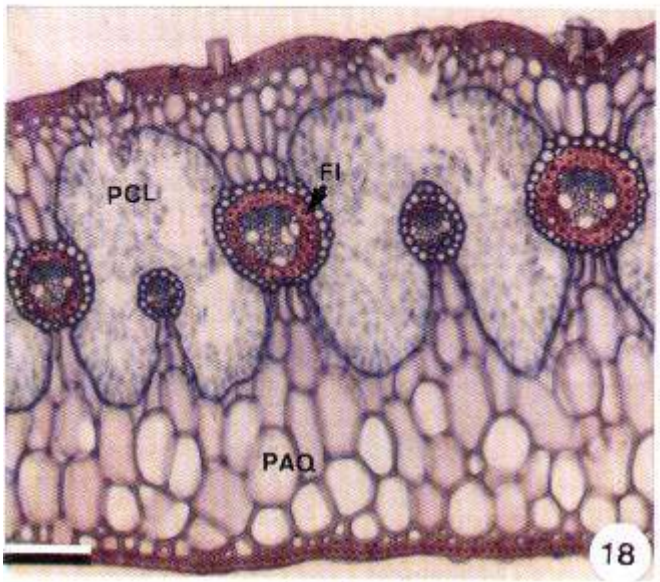
Figuras 4.16 a 4.21 - Seções transversais de diversos órgãos vegetais, ressaltando-se as peculiaridades entre os diferentes tipos celulares. 4.16 - Caule de *Nymphoides* sp. (Menyanthaceae), com aerênquima de amplas lacunas e astroesclereídes; 4.17 - Folha de *Pleurothalis rupestris* (Orchidaceae) com parênquima aquífero cujas paredes celulares contêm barras de espessamento lignificadas; 4.18 - Folha de *Syngonantus rufipes* (Eriocaulaceae) com parênquima clorofiliano e aquífero; 4.19 - Escapo de *Eriocaulom modestum* (Eriocaulaceae) com parênquima clorofiliano e aquífero; 4.20 - Caule de Myriophy//um *aquaticum* (Haloragaceae) com aerênquima cortical rico em amiloplastos e idioblastos portando drusas; 4.21 - Raiz de *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae) com cilindro central lignificado. AER = aerênquima; LAC = lacuna aerífera; ESI = esclereíde; PAQ = parênquima aquífero; BE = barras de espessamento; PCL = parênquima clorofiliano; FI = fibras; AML = amiloplastos; PA = parênquima; ES = esclerênquima; ID = idioblasto. Escala: 4.16 e 4.18 = 100 μm; 4.17, 4.19, 4.20 e 4.21 = 50 μm.

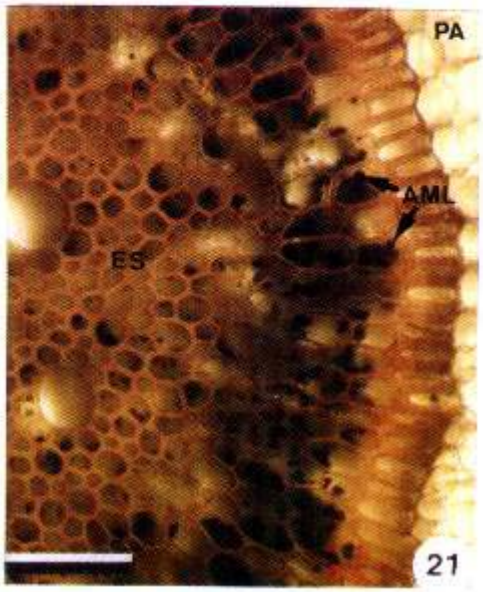

AER
LAC
ESI
16


PAQ
PCL
19

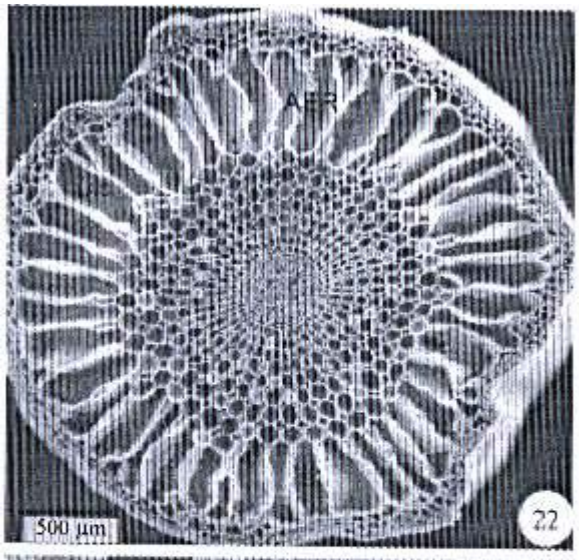

PAQ
BE
17


ID
AER
LAC
AML
20

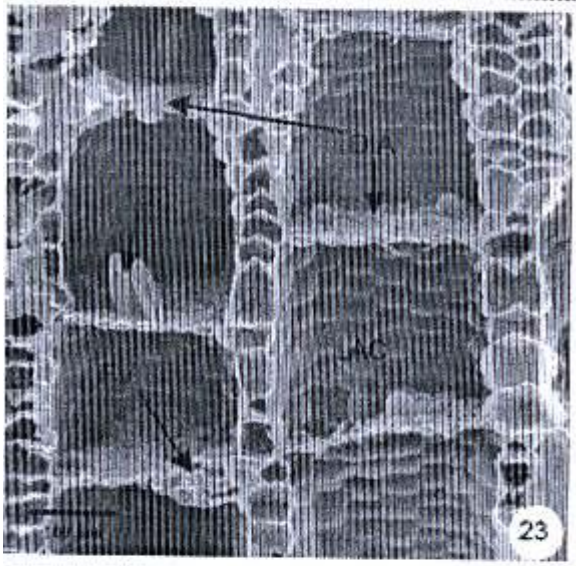

PCL
FI
PAQ
18

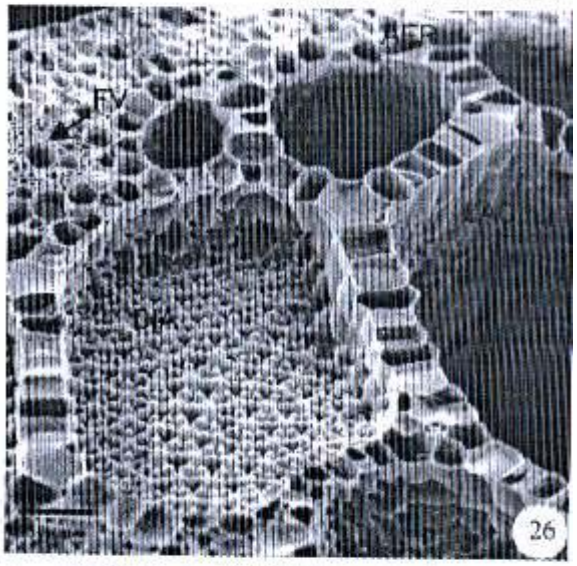

PA
AML
ES
21

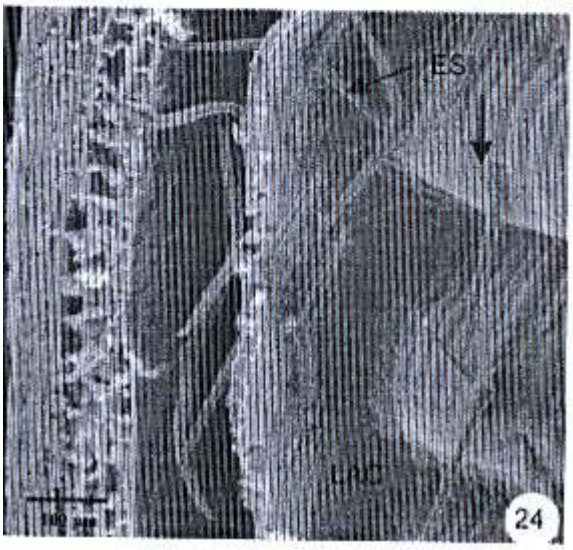
Figuras 4.22 a 4.27 - Eletromicrografias *de* varredura. 4.22 - Raiz de *Echinodorus paniculatus* com parte do córtex constituído de aerênquima; 4.23 - Pecíolo de *Pontederia parviflora* (Pontederiaceae) em seção longitudinal indicando a presença dos diafragmas interrompendo as lacunas do aerênquima; 4.24 - Pecíolo de *Nymphaea gardneriana* (Nymphaeaceae) indicando a projeção dos astroesclereídes para o interior das lacunas do aerênquima; 4.25 - Parênquima de reserva com amiloplastos presentes nas raízes laterais, armazenadoras de amido de *Echinodorus paniculatus;* 4.26 - Pecíolo de *Echinodorus paniculatus* em seção transversal mostrando as lacunas aeríferas e diafragmas; 4.27 -Detalhe de cristais nas paredes das esclereídes de *Nymphaea gardneriana* (Nymphaeaceae). AER = aerênquima; LAC = lacuna aerífera; PAM = parênquima amilífero; AML = amiloplastos; DIA = diafragma; ID = idioblastos; FV = feixe vascular; CRI = cristais; ESI = esclereíde.

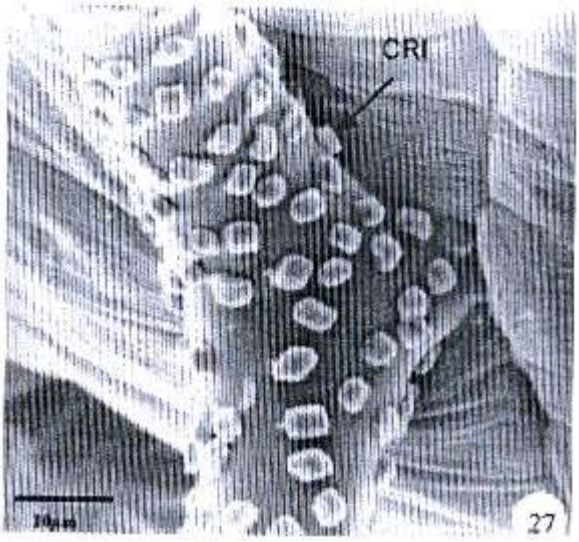

500 µm
22

100 µm
25


23


FV
26


ES
24


CRI
27

Capítulo 5

Xilema

Cecília Gonçalves Costa[1]
Cátia Henriques Callado[2]
Vera T. Rauber Caradin[3]
Sandra Maria Carmello-Guerreiro[4]

O xilema é o tecido responsável pelo transporte de água e solutos à longa distância, armazenamento de nutrientes e suporte mecânico. O xilema e o floema constituem o tecido vascular. Estes tecidos são contínuos através de todos os órgãos (vegetativos ou reprodutivos) das plantas vasculares, formando um verdadeiro sistema vascular.

Ontogeneticamente, tanto para o xilema quanto para o floema, é mais didática a distinção entre sistema vascular primário (formado a partir do procâmbio) e sistema vascular secundário (formado a partir do câmbio vascular, um meristema lateral).

Os xilemas primário e secundário são tecidos complexos formados por elementos condutores, células parenquimáticas e fibras, além de outros tipos celulares. Porém, no xilema primário esses tipos celulares organizam-se apenas no sistema axial e são derivados do procâmbio; já no xilema secundário, estão organizados nos sistemas axial e radial e são originados pelo câmbio (Quadro 5.1).

[1] Laboratório de Botânica Estrutural, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 22640-030 Rio de Janeiro, RJ.
[2] DBV- Universidade do Estado do Rio de Janeiro. 20550-000 Maracanã, Rio de Janeiro, RJ.
[3] Laboratório de Produtos Florestais, LPF-IBAMA. 70818-900 Brasília, DF
[4] Departamento de Botânica, IB, UNICAMR Cx. Postal 6109. 13083-970 Campinas, SR

Quadro 5.1 – Tipos celulares dos xilemas primário e secundário, origem e função

	Origem	Sistema	Tipo celular	Função
Xilema primário	**Procâmbio**	**Axial**	**Traqueídes**[5]	
			Elementos de vaso	**Condução de água**
			Fibras libriformes	**Sustentação e eventual armazenamento**
			Fibrotraqueídes	
			Parênquima axial	**Armazenamento, translocação de água e solutos à curta distância**
Xilema secundário	**Iniciais fusiformes do câmbio**	**Axial**	**Traqueídes**	
			Elementos de vaso	**Condução de água**
			Fibras libriformes	**Sustentação e eventual armazenamento**
			Fibrotraqueídes	
			Parênquima axial	**Armazenamento, translocação de água e solutos à curta distância**
	Iniciais radiais do câmbio	**Radial**	**Parênquima radial (raio)**	**Armazenamento, translocação de água e solutos à curta distância**

Composição Celular do Xilema

Elementos traqueais

Há dois tipos básicos *de* elementos traqueais: traqueídes (Figs. 5.1 - A e 5.3 - A a D) e elementos de vaso (Figs. 5.1 - A e 5.2 - A e B). As traqueídes são imperfuradas, enquanto os elementos de vaso são dotados de placas de perfuração. As traqueídes são típicas das gimnospermas, sendo encontradas também entre as famílias primitivas das angiospermas. FJas se posicionam em fileiras longitudinais, justapondo-se pelas extremidades não perfuradas (Fig. 5.3 - D). Já os elementos de vaso são característicos das angiospermas e das ordens mais evoluídas de gimnospermas. Também ocorrem em fileiras longitudinais e se comunicam através das placas de perfuração, constituindo os vasos (Fig. 5.2 - B e 5.4).

Tanto as traqueídes como os elementos de vaso, no curso de sua diferenciação, perdem seus protoplastos, tornando-se aptos para o transporte da água e dos sais minerais. Nos elementos de vaso, a parede terminal de cada extremidade sofre um processo de dissolução, originando a placa de perfuração (Fig. 5.4). A dissolução da parede terminal pode ser total, dando origem à placa de perfuração simples, ou parcial, constituindo as placas de perfuração foraminada, reticulada, escalariforme, mista e radiada (Figs. 5.4 e 5.5). As placas de perfuração também podem ser encontradas nas paredes laterais dos elementos de vaso e, em alguns casos, nas células específicas do parênquima radial, as

[5] Há divergência entre os anatomistas quanto ao emprego dos termos. Alguns preferem *traqueíde, fibrotraqueíde,* enquanto outros elegem *traqueó/de, fibrotraqueóide,* por considerarem que estão mais de acordo com a etmologia em português e que *traqueíde e fibrotraqueíde são* traduções diretas da língua inglesa.

células perfuradas de raio que estão diretamente envolvidas no transporte de água. Estas células foram descritas até o momento nas famílias Combretaceae, Euphorbiaceae, Monimiaceae e Rubiaceae.

Parede celular dos elementos traqueais

A deposição de parede secundária sobre a parede primária nos elementos traqueais pode ocorrer em diferentes graus, estabelecendo diferentes padrões. Esses padrões aparecem em séries ontogenéticas de elementos traqueais, nos quais há progressivo aumento da extensão de cobertura da parede primária pela parede secundária (Fig. 5.6 - A a F).

Nos primeiros elementos traqueais formados, a deposição de parede secundária ocorre na forma de anéis que não se conectam uns com os outros - padrão anelar (Fig. 5.6 - A), ou de forma helicoidal - padrão helicoidal (Fig. 5.6 - B), que é muito semelhante ao anelar, formando uma ou duas hélices. Por terem poucas regiões com deposição de parede secundária, esses padrões podem sofrer colapso facilmente, porém têm a vantagem da extensibilidade. Esta característica permite que os elementos traqueais se diferenciem em tecidos que estão crescendo, já que podem se alongar e continuar funcionais, suprindo de água as partes jovens das plantas. O protoxilema, geralmente, apresenta esses padrões.

Quando a deposição de parede secundária é mais extensa, cobrindo grandes áreas da parede primária, têm-se três padrões distintos para os diferentes graus de cobertura: o escalariforme, o reticulado e o pontuado (Fig. 5.6 - C a F). No escalariforme (Fig. 5.6 - C), a deposição de parede secundária ocorre de tal forma que as regiões sem deposição são muito regulares. Esse tipo celular resiste a colapsos e ao crescimento das células vizinhas. No reticulado, a deposição dá-se de forma irregular (Fig. 5.6 – D), e o pontuado (Fig. 5.6 – E e F) é o padrão em que há a maior cobertura da parede primária pela secundária, sendo quase toda a parede primária coberta, exceto nas áreas das pontoações. Esses três padrões são comuns no metaxilema e em regiões onde o crescimento já cessou.

Diferenciação dos elementos traqueais

Durante as fases de crescimento e deposição de parede celular, o protoplasto dos elementos traqueais passa pelo processo de diferenciação. Quando vivo, o protoplasto apresenta todas as organelas de uma célula vegetal comum (Fig. 5.7 - A). Durante o processo de diferenciação, o núcleo torna-se poliplóide e aumenta de tamanho. O retículo endoplasmático aparece como uma rede extensa ao longo da parede secundária e, principalmente, entre os depósitos desta parede; os dictiossomas são conspícuos (Fig. 5.7 - B). Estas organelas estão diretamente envolvidas com a deposição de material de parede. Os microtúbulos, distintos durante todo o processo de deposição da parede celular, a princípio se dispersam ao longo de toda esta parede, mas posteriormente ficam concentrados nos locais de deposição da parede secundária.

Após a parede secundária ter sido depositada, as células entram em processo de lise do protoplasto (Fig. 5.7 - C) e de certas partes da parede celular. *Parece* que os vacúolos atuam como os lisossomos, produzindo enzimas hidrolíticas para a autodigestão. Essas enzimas, pela ruptura do tonoplasto, entram em contato com o citoplasma, iniciando a sua digestão. As hidrolases chegam até as paredes celulares, atacando a parte da parede primária que não foi coberta pela secundária. As paredes laterais são parcialmente

digeridas, enquanto as paredes terminais, nos sítios de formação das placas de perfuração, podem ser totalmente digeridas. Estudos morfogenéticos já provaram o controle hormonal deste processo de diferenciação celular. Terminados os processos de diferenciação, síntese e deposição de material de parede, lignificação da parede depositada, lise do citoplasma e formação das placas de perfuração, a célula torna-se funcional em condução (Fig. 5.7D).

Células parenquimáticas

Parênquima axial

O parênquima axial desempenha a função de armazenamento e de translocação de água e solutos a curta distância, sendo mais freqüente e abundante nas angiospermas (Figs. 5.1 e 5.2 - A a C) e, raro ou mesmo ausente nas gimnospermas (Fig. 5.3). Destaca-se na estrutura da madeira, por apresentar células alongadas no sentido vertical e paredes mais delgadas, em comparação com as paredes dos elementos de vaso e das fibras (Fig. 5.2- A a C).

O parênquima axial *é* classificado, de acordo com seu padrão de distribuição em relação aos vasos, em: paratraqueal (Fig. 5.8 - A a D), quando se encontra associado aos elementos de vaso; apotraqueal (Fig. 5.8 E e F), quando não está em contato direto com esses elementos; e em faixas (Fig. 5.9), que pode ou não estar associado aos vasos, formando faixas retas, onduladas, ou em diagonal, contínuas ou descontínuas.

O parênquima paratraqueal apresenta diferentes padrões, sendo então denominado: vasicêntrico, quando forma bainha completa em torno dos vasos (Fig. 5.8 - A); aliforme, quando o parênquima emite projeções laterais semelhantes a asas (Fig. 5.8 - B); confluente, quando o parênquima vasicêntrico ou aliforme, de dois ou mais vasos contíguos, se une, formando faixas irregulares (Fig. 5.8 - C); unilateral, quando as células parenquimáticas se agrupam apenas em um dos lados do vaso e podem estender-se tangencial ou obliquamente em arranjo aliforme ou confluente (Fig. 5.8 - D); e escasso, quando poucas células parenquimáticas estão em contato com o elemento de vaso.

O parênquima apotraqueal classifica-se em difuso, com células ou pequenos grupos de células isolados entre as fibras (Fig. 5.8 - E); e difuso em agregados, quando ocorrem séries de células agrupadas, formando pequenas faixas tangenciais ou oblíquas, descontínuas (Fig. 5.8 - F).

O parênquima paratraqueal apresenta diferenças fisiológicas em relação ao parênquima apotraqueal. Na primavera, quando se processa a mobilização dos carboidratos armazenados, o amido dissolve-se inicialmente nas células do parênquima paratraqueal e só depois nas do parênquima apotraqueal. As células do parênquima paratraqueal também mostram alta atividade da enzima fosfatase. Elas carreiam açúcar para os vasos, quando se torna necessário um rápido transporte para as gemas, e parecem participar do fornecimento de água aos vasos que acumularam gases durante o período de dormência.

Parênquima radial (raio)

Os raios, assim como o parênquima axial, são responsáveis pelo armazenamento e translocação de água e solutos a curta distância, principalmente no sentido lateral. Os raios são compostos basicamente de três tipos de células parenquimáticas: procumbentes, eretas e quadradas. Célula procumbente é aquela que apresenta maior dimensão no sentido radial; a quadrada é aproximadamente isodiamétrica; e célula ereta apresenta sua maior dimensão no sentido axial. Essa classificação baseia-se no aspecto que tais células apresentam nas seções radiais e tangenciais (Fig. 5.1 - B).

Quanto à composição, organização e número de células, os raios podem variar consideravelmente, o que leva a classificá-los em: homocelulares, se formados por um único tipo celular, isto é, se todas as suas células forem procumbentes, ou eretas, ou quadradas; e heterocelulares, quando são formados por dois ou mais tipos celulares. Os raios homocelulares ou heterocelulares podem ser unisseriados, se constituídos apenas por uma fileira de células em largura (Fig. 5.3 - C), ou multisseriados, quando formados por duas ou mais células em largura (Fig. 5.2 - B).

As células do raio que não têm contato com os vasos (e são particularmente numerosas nos raios multisseriados) acumulam amido no início do verão e o mobilizam no início da primavera. Acredita-se que estas células estejam relacionadas com o transporte radial periódico de carboidratos mobilizados para a reativação do câmbio.

Fibras

As fibras são células de sustentação, responsáveis pela rigidez ou flexibilidade da madeira. Possuem forma alongada e extremidades afiladas, com maior dimensão no sentido do eixo longitudinal do tronco da árvore (Fig. 5.1 - A). As paredes das fibras variam em espessura, mas, geralmente, são mais espessas que as paredes das demais células do xilema secundário (Fig. 5.2 - A e B).

As fibras dividem-se em: libriformes e fibrotraqueídes (Fig. 5.1 - A). As libriformes possuem pontoações simples; as fibrotraqueídes, pontoações areoladas. Ambas podem apresentar septos transversais de parede celulósica, que as subdividem, sendo então denominadas libriformes septadas ou fibrotraqueídes septadas. Em uma mesma espécie, podem ser observadas, lado a lado, fibras libriformes e, ou, fibrotraqueídes septadas e não septadas. Os elementos septados retêm seus protoplasmas, são multinucleados e estão relacionados com a reserva de substâncias. As fibras libriformes e as fibrotraqueídes podem ser ainda gelatinosas (ver lenho de tração).

Pontoações

Conforme discutido no Capítulo 2, os elementos celulares do xilema secundário têm pontoações simples e, ou, areoladas. As pontoações simples ocorrem nas fibras libriformes e nas células do parênquima axial e radial. As areoladas são encontradas nos elementos de vaso, traqueídes e fibrotraqueídes. Nas pontoações areoladas, a parede secundária forma uma projeção sobre a cavidade da pontoação - a câmara da pontoação -, deixando no centro uma abertura - o poro, ou abertura da aréola (Fig. 5.10 - A). Nas traqueídes, a membrana primária da pontoação apresenta espessamento central, denominado *torus,* que é sustentado pelo margo, porção da parede em que as microfibrilas de celulose apresentam arranjo frouxo, reticulado e que circunda o *torus* (Fig. 5.10 - B).

As pontoações areoladas podem variar quanto ao aspecto, arranjo, extensão e profundidade. Estas características são importantes para a identificação das madeiras. Quanto ao arranjo, as pontoações podem ser classificadas em: escalariformes, opostas e alternas (Fig. 5.11—A a C). As pontoações dotadas de projeções da parede secundária na câmara da pontoação - pontoações ornamentadas, ou guarnecidas (Fig. 5.12), são características de algumas famílias, gêneros ou espécies (Leguminosae, Melastomataceae, Myrtaceae, Rubiaceae). Esta pontoação nem sempre é observada com clareza ao microscópio de luz, sendo melhor evidenciada ao microscópio eletrônico de varredura (Fig. 5.13).

Xilema Primário

O xilema primário apresenta os mesmos tipos celulares básicos do xilema secundário: os elementos traqueais (condutores), as células parenquimáticas e as fibras. A diferença é que os tipos celulares do xilema primário estão organizados apenas no sistema axial.

Proto e metaxilema

Durante o desenvolvimento vegetal, distinguem-se duas categorias de xilema primário: o protoxilema e o metaxilema (Fig. 5.14 - A e B). O protoxilema é constituído de células condutoras que se diferenciam primeiro, ou seja, adquirem paredes secundárias lignificadas precocemente, e, normalmente, apresentam menor diâmetro. O metaxilema é composto de células condutoras que se diferenciam tardiamente e, em geral, apresentam diâmetro maior, isto é, a deposição de paredes secundárias ocorre mais tarde, permitindo que as células aumentem de tamanho antes de atingir a maturidade.

O protoxilema ocorre, geralmente, em partes do corpo primário da planta que ainda não completaram seu alongamento e diferenciação. Neste caso, como a diferenciação do elemento traqueal é precoce e as células parenquimáticas ao redor podem ou não ter completado seu alongamento, as células do protoxilema às vezes sofrem estiramento, em razão da força exercida pelo alongamento dessas células. Quando o protoxilema é estirado, pode ficar completamente obliterado pelas células parenquimáticas circundantes, tornando-se não-funcional (Fig. 5.14 - A). No ápice caulinar de muitas monocotiledôneas durante o estiramento, o protoxilema fica parcialmente colapsado, mas não obliterado, e neste local observam-se espaços sem células, denominados lacunas do protoxilema, que são rodeados por células parenquimáticas (Fig. 5.14 - C).

O metaxilema, normalmente, inicia seu desenvolvimento em partes da planta que ainda estão se alongando, porém só completam a maturação ou total diferenciação depois de o alongamento ter sido concluído. Portanto, estas células são menos afetadas pelo alongamento das células ao redor. O metaxilema é, muitas vezes, mais complexo que o protoxilema e pode apresentar fibras, além dos elementos traqueais e das células parenquimáticas. Os elementos traqueais do metaxilema não são obliterados depois de o crescimento primário ter sido completado, mas tornam-se não-funcionais após a formação do xilema secundário em plantas lenhosas. Já em plantas que não apresentam crescimento secundário, como muitas gramíneas, é o metaxilema que permanece funcional nos órgãos que já atingiram a maturidade.

Xilema Secundário

O xilema secundário, assim como o floema secundário, contribui para o crescimento em espessura do corpo do vegetal, em conseqüência da adição de novas células. Em seu estádio completo de desenvolvimento, o xilema secundário constitui a madeira, ou lenho, que representa importante fonte de matéria-prima para a economia brasileira.

O xilema secundário é um tecido complexo, formado por diferentes tipos celulares organizados em dois sistemas distintos: o axial (ou vertical) e o radial (ou horizontal), ambos derivados do câmbio (Quadro 5.1). As células que integram o sistema axial têm seu maior eixo orientado no sentido vertical (Fig. 5.1 - A) e origem nas iniciais fusiformes do câmbio. As células do sistema radial apresentam seu maior eixo no sentido horizontal (Fig. 5.1 - B) e se originam nas iniciais radiais do câmbio (ver Capítulo 8).

Tanto no sistema axial quanto no radial ocorrem células vivas e células mortas, isto é, desprovidas de protoplasto. A proporção e o arranjo de tais células variam, consideravelmente, de acordo com as espécies e, de algum modo, com a época do ano em que são formadas e com o órgão em que se desenvolvem, a saber, caule ou raiz.

Para observação anatômica do xilema secundário, em razão das diferentes formas e arranjo diversificado de seus elementos, é necessário seccionar a madeira (xilema secundário) em três planos diferentes: transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial (Figs. 5.2 - A a C e 5.3 - A a C). A seção transversal é exposta quando se realiza um corte perpendicular ao eixo do tronco, seccionando nesse plano os elementos expostos, o que proporciona a observação do menor diâmetro das células do sistema axial e o comprimento dos raios (Figs. 5.2 - A e 5.3 - A). A seção longitudinal tangencial é perpendicular aos raios e permite a visualização da altura das células do sistema axial e da altura e largura dos raios (Figs. 5.2 - B e 5.3 - C). A seção longitudinal radial é paralela aos raios e perpendicular aos anéis de crescimento e propicia a observação da altura das células do sistema axial e a composição celular dos raios (Figs. 5.2 - C e 5.3 - B).

Anéis de crescimento

Alguns troncos, quando observados em seção transversal, à vista desarmada ou com auxílio de lupa, revelam camadas mais ou menos concêntricas ao redor da medula, os anéis de crescimento (Figs. 5.15 e 5.16), que decorrem da atividade periódica do câmbio.

Em espécies de clima temperado, o câmbio cessa sua atividade nos períodos em que a temperatura é mais baixa, o que às vezes se prolonga desde o fim do verão até a primavera seguinte, quando a temperatura se eleva e o câmbio se torna outra vez ativo. Cada vez que o câmbio retoma a atividade interrompida, deixa um sinal representado pela diferença entre as células formadas antes da parada de seu funcionamento e as que se desenvolvem após a reativação. Este conjunto de faixas celulares que representam a atividade cambial no decorrer de um ano é denominado anel anual de crescimento. É possível avaliar a idade da árvore fazendo-se a contagem dos anéis anuais.

Acreditou-se durante muito tempo que o crescimento das árvores nas regiões tropicais fosse contínuo, em razão da ausência de estações climáticas bem definidas ao longo do ano, não havendo, conseqüentemente, a formação dos anéis de crescimento. Atual-mente, sabe-se que também nessas regiões ocorre a formação desses anéis e que isto é mais comum do que se pensa. Particularmente no Brasil, em conseqüência da grande diversidade de ecossistemas e de espécies arbóreas, torna-se muito difícil a compreensão dos mecanismos de crescimento das árvores.

Períodos prolongados de chuva ou seca, além de outros fenômenos climáticos esporádicos, podem contribuir para a interrupção temporária da atividade cambial, propiciando a formação de mais de uma camada de crescimento no intervalo de um ano, o que inviabiliza a utilização deste parâmetro para avaliação da idade das árvores nos trópicos.

Além da influência dos fatores externos (ambientais), *os* fatores endógenos da planta, como floração, frutificação e perda das folhas, determinam a presença ou ausência dos anéis de crescimento.

Em um anel de crescimento típico, distinguem-se, normalmente, duas regiões -lenho inicial ou primaveril e lenho tardio ou outonal (Figs. 5.2 - A, 5.3 - A, 5.15 e 5.16).

Lenho inicial ou primaveril é a porção de um anel produzida no início da estação de crescimento (primavera). Esta região possui células com maiores lumens, paredes finas e conseqüentemente densidade mais baixa, adquirindo, em conjunto, coloração mais clara.

Lenho tardio ou outonal é a última camada formada na estação de crescimento. Constitui-se de células de menores lumens e paredes mais espessas, apresentando, em conjunto, aspecto mais escuro.

Dentro de um mesmo anel, a passagem do lenho inicial para o tardio é gradual ou quase imperceptível; entre anéis subseqüentes, há uma mudança brusca do tardio para o inicial (Figs. 5.2 - A, 5.3 - A e 5.16).

Cerne e alburno

À proporção que a árvore se desenvolve, ocorre uma série de transformações em sua estrutura. Além das células parenquimáticas (parênquima axial e radial) e de algumas fibras (septadas e gelatinosas) que armazenam substâncias nutritivas e apresentam grande longevidade, apenas as células em diferenciação dos elementos traqueais - próximas ao câmbio - são vivas. As demais, após alongamento e diferenciação celular, perdem seus protoplasmas e morrem, passando a conduzir água e os solutos nela dissolvidos. Esta região do xilema secundário que se mantém funcional[6] apresenta-se mais clara e *recebe o* nome de alburno (Fig. 5.17). As células do alburno, que se tornam inativas para o transporte de água, passam a constituir o cerne, ou lenho inativo (Fig. 5.17). Elas podem conter óleos, resinas, gomas e, ou, compostos fenólicos, substâncias que são freqüentemente responsáveis pela coloração mais escura e maior durabilidade do cerne. A cada ano, o xilema produz novos elementos celulares, que são incorporados ao alburno, enquanto células desta região deixam de ser funcionais e passam a fazer parte do *cerne*. Este difere do alburno não só pela coloração, como também pelo fato de não conter substâncias de reserva e pela presença freqüente de tilos nos elementos condutores inativos (Fig. 5.18).

Os tilos formam-se quando uma ou mais células parenquimáticas, adjacentes a um elemento de vaso ou traqueíde inativo, se projetam através das pontoações para o lume do elemento do vaso ou traqueíde, obliterando-o. A ocorrência dos tilos evita o fenômeno da cavitação (formação de bolhas de ar), que impede o transporte de água pêlos elementos condutores contíguos ainda ativos. Os tilos podem possuir paredes delgadas ou muito espessas (esclerificadas) e apresentar, ou não, conteúdo de amido, cristais, substâncias fenólicas, resinas e gomas. Ferimentos externos e ataque de agentes xilófagos podem provocar o surgimento dos tilos.

A formação dos tilos é um processo irreversível que, esporadicamente, pode acontecer nas fibras. Os tilos ocorrem apenas nos elementos de vaso com diâmetro superior a 80 um e com pontoações cujas dimensões sejam maiores que 3 um. Em elementos de vaso com diâmetros e pontoações inferiores a tais dimensões, formam-se depósitos de gomas. Nas gimnospermas dá-se o tamponamento dos elementos inativos pela aspiração do torus, que bloqueia a abertura da pontoação (Fig. 5.10 - C - pontoação aspirada).

Inclusões minerais do xilema secundário

Cristais, principalmente de oxalato de cálcio, podem ser encontrados nas células do parênquima axial, nos raios, nas fibras septadas e mesmo nos tilos. São mais freqüentes nas angiospermas e bastante raros entre as gimnospermas. Têm valor taxonômico e podem apresentar-se em diversas formas: ráfides, drusas, estilóides, cristais aciculares, cristais prismáticos (rombóides) e areia cristalina. Os cristais também podem estar presentes em células subdivididas do parênquima axial ou radial, formando cadeias - as séries cristalíferas -, às vezes bastante longas, com até mais de 50 células. Os cristais são birrefringentes sob luz polarizada, sendo facilmente reconhecidos com este recurso (Fig. 5.19).

A sílica pode ser observada nos raios, no parênquima axial, nos elementos de vaso e nas fibras, em forma de partículas ou grãos ou ainda como agregados amorfos - corpos silicosos (Fig. 5.20), grãos de sílica ou inclusões de sílica. Pode também encontrar-se incrustada na

[6] O xilema secundário é considerado ativo ou funcional quando está apto ao transporte de água.

parede das células ou preencher totalmente o lume destas, formando uma estrutura de aspecto vítreo, denominada sílica vítrea.

Estruturas secretoras

• Células oleíferas e, ou, mucilaginosas - São encontradas nos parênquimas radial e axial ou entre as fibras. Muito semelhantes, estão restritas a poucas dicotiledôneas lenhosas, como as Lauraceae (Fig. 5.21) e Magnoliaceae.

• Canais intercelulares axiais, canais intercelulares e canais intercelulares de origem traumática - São duetos tubulares, circundados por células epiteliais que geralmente secretam resinas, gomas etc. Podem ser orientados axial ou radialmente. Têm sido observados em espécies de Burseraceae, Dipterocarpaceae e Leguminosae. Os canais traumáticos formam-se em resposta a injúrias. Seu arranjo é em faixas tangenciais, quase sempre irregulares.

• Laticíferos e tubos taniníferos - Os laticíferos podem estender-se radialmente (gêneros de Apocynaceae, Asclepiadaceae, Campanulaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae e Moraceae) ou axialmente, penetrando entre as fibras, o que até agora só foi registrado em algumas espécies de Moraceae. Tubos taniníferos nos raios foram encontrados apenas em espécies de Myristicaceae.

Lenho estratificado

Quando os elementos celulares do xilema secundário se dispõem regularmente em séries horizontais e paralelas, constituem o que se denomina lenho estratificado (Fig. 5.22). A estratificação pode ser total - incluindo todos os elementos celulares dos sistemas axial e radial - ou parcial, como a estratificação dos raios. Em espécies que apresentam raios com duas alturas diferentes, a estratificação pode ocorrer em apenas uma das classes de tamanho dos raios. A estrutura estratificada do lenho tem grande importância na identificação das espécies é observada com maior freqüência nas famílias mais evoluídas (Bignoniaceae, Leguminosae e Meliaceae).

Lenho das gimnospermas e das angiospermas

Os principais grupos vegetais que produzem xilema secundário ou madeira são as dicotiledôneas lenhosas e as gimnospermas (Quadro 5.2). O lenho ou madeira das gimnospermas *(softwood*[7]*) é* relativamente mais simples que o das angiospermas, por ser constituído quase que exclusivamente por traqueídes e raios (Fig. 5.3 - A a D). Fibras típicas são raras entre as gimnospermas. O parênquima axial também é pouco abundante, sendo encontrado como células resiníferas em alguns gêneros (ex.: Pinus). O parênquima abundante, arranjado difusamente, encontra-se em poucos géneros, como *Juniperus, Thuja, Sequoia e Podocarpus.* A ordem mais evoluída, Gnetales, apresenta elementos de vaso, ao lado de traqueídes típicas.

A madeira das angiospermas *(hardwood*[7]*) é* caracterizada pela presença de vasos e, geralmente, por uma estrutura bem mais complexa que a das gimnospermas, que apresenta diversos tipos celulares, a saber: elementos de vaso, traqueídes (em algumas famílias - Leguminosae, Myrtaceae e Solanaceae), fibras de vários tipos, parênquima axial em diferentes arranjos e grande diversidade de tipos (Figs. 5.2 -A e B, 5.8 e 5.22). No lenho das angiospermas mais primitivas, como na ordem Magnoliales, podem ser encontrados apenas traqueídes, não ocorrendo elementos de vaso.

Quadro 5.2 – Diferenças na estrutura do xilema secundário das gimnospermas e dicotiledôneas

Gimnospermas	Dicotiledôneas
Traqueídes presentes	Traqueídes algumas vezes presentes
Elementos de vaso ausentes	Elementos de vaso presentes
Fibras ausentes	Fibras presentes
Arranjo linear das traqueídes	Arranjos variados dos elementos de vaso, parênquima axial, fibras
Raios predominantemente unisseriados	Raios de várias larguras
Parênquima axial ausente	Parênquima axial presente em arranjos diversificados

Lenho de reação

A madeira que se desenvolve em galhos e troncos inclinados, como naqueles que crescem em encostas ou em terrenos instáveis ou, ainda, que se encontram sujeitos a grandes esforços para sustentação, por exemplo, de copas muito frondosas ou de numerosos frutos, produz o chamado lenho de reação.

Nas gimnospermas, o lenho de reação desenvolve-se na região inferior à inclinação, na porção sujeita à compressão, e denomina-se lenho de compressão (Fig. 5.23 - B). Já nos angiospermas, o seu desenvolvimento dá-se na região superior, na porção sujeita à tração, e é denominado lenho de tração (Fig. 5.23 - A). O lenho de compressão e o de tração formam-se pelo aumento da atividade cambial nessas regiões, resultando na formação de anéis de crescimento assimétricos.

No lenho de compressão, as paredes das traqueídes são mais espessas, têm seção arredondada, deixam entre si espaços intercelulares e possuem teor de lignina mais elevado que o das traqueídes típicas. Em razão da estrutura e composição química das paredes das traqueídes, o lenho de compressão é mais pesado, porém mais frágil que o lenho normal.

[7] Estes dois termos não são traduzidos literalmente para o português por não apresentarem relação com o peso da madeira, sendo aceitos sem tradução em nível internacional. Entre os anatomistas de madeira são aceitos, em português, os termos madeira de folhosas ou madeira de dicotiledôneas para *hardwood* (literalmente madeira dura) e madeira de coníferas para *softwood* (literalmente madeira macia) Nota de Angyalosy-Alfonso in: Raven et al., 1992.

O lenho de tração pode ser identificado pela presença de fibras ou fibrotraqueídes gelatinosas, que possuem paredes com alto teor de celulose, além de ser menos lignificadas que as das fibras ou fibrotraqueídes comuns. A camada interna destas células, denominada camada G, é espessa, altamente higroscópica e constituída por alfa-celulose.

Fatores que afetam o desenvolvimento do xilema secundário

O impacto que o ambiente exerce sobre a atividade cambial reflete-se na diferenciação das células do xilema secundário, podendo modificar sua estrutura, assim como as propriedades e qualidades tecnológicas da madeira.

Os fatores ambientais atuam no desempenho fisiológico das árvores como um todo, de modo que seu desenvolvimento resulta da interação entre as características genéticas da espécie e as variáveis externas às quais esta espécie está sujeita. Fatores como seca, inundação, altitude, latitude, constituição do solo, estádios sucessionais da vegetação e poluição podem alterar significativamente a estrutura anatômica do xilema secundário. Os elementos de vaso, por exemplo, estão associados à eficácia e garantia do transporte de água pela planta, sendo diretamente afetados pelas variações na disponibilidade de água. Estudos de anatomia em plantas provenientes de ambientes mesofíticos e xerofíticos demonstram que os elementos de vaso são maiores e ocorrem em menor número nas plantas em que o suprimento hídrico é adequado. Já nos vegetais sujeitos a déficit hídrico, os elementos de vaso são menores, mais agrupados e bastante numerosos.

A influência da latitude e da altitude sobre a anatomia da madeira é também evidente. Com o aumento da latitude, os elementos de vaso tornam-se mais numerosos, mais estreitos e mais curtos; as fibras ficam mais curtas e os raios, mais baixos, além de ocorrerem espessamentos espiralados com maior freqüência nos elementos traqueais e nas fibras. Com relação à altitude são registradas conseqüências similares, não tendo sido observada nenhuma influência sobre a forma dos agrupamentos de vasos ou sobre a ocorrência de espessamentos espiralados.

A poluição pode afetar não só as propriedades quantitativas e qualitativas da madeira como a composição química de seus elementos celulares. Estudos cada vez mais numerosos vêm sendo desenvolvidos nesta área, principalmente no hemisfério norte, onde a poluição vem causando sérios prejuízos econômicos, reduzindo a taxa de crescimento não somente de árvores das áreas florestais como também das áreas cultivadas para comercialização. Estruturalmente, as árvores provenientes de ambientes poluídos produzem grande extensão de lenho tardio, sofrendo redução no tamanho dos elementos celulares.

Leitura Complementar

ALVES, E. S. The effects of the polution on wood of *Cecropia glaziowi* Cecropiaceae. **IAWA Journ.,** v. 16, n. l, p. 69-80, 1995.

ALVIM, P. de T. Tree grows periodicity in tropical climates. In: M.H. Zimmermann. (Ed.). **The formation of wood in forcst trces.** New York: Academic Press, 1964. p. 479-495.

BAAS, R The wood anatomical range in Ilex (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetical significance. **Blumca** v. 21, p. 193-258, 1973.

BAAS, R Some functional and adaptative aspects of vessel member morphology. **Leiden Botânical Series,**

v. 3, p. 157-181, 1976.

BONSEN, K. J. M.; KUCERA, L. J. Vessel occlusions in plants: morphological, functional, and evolutionary aspects. **IAWA Buli,** v. 11, n. 3, p. 1393-399, 1990.

BURGER, L. M.; RICHTER, H. G. **Anatomia da madeira.** São Paulo: Nobel, 1991. 153 p.

CALLADO, C. H..; PUGIALLI, H. R. L.; COSTA, C. G.; CUNHA, M. DA; MARQUETE, O.; BARROS, C. B. Anatomia do lenho de espécies da mata atlântica: interpretação ecológica e indicações para aproveitamento. In: LIMA; GUEDES-BRUNI. **Serra de Macaé de Cima:** diversidade florística e conservação em Mata Atlântica. [S.l. : s.n.], 1997. p. 251-290.

CORADIN, V.T.R.; MUNIZ G. I. B. **Normas de procedimentos em estudos de anatomia de madeira:** I. Angiospermae II. Gimnospermae. Brasília: IBAMA, 1991. 19 p. (LPF Série técnica n° 15).

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p.

FOSTER, R. C. Fine structure of tyloses in the three species of the Myrtaceae. **Austral. J. Bot.,** v. 15, p. 25-34, 1967.

GRAFF, N. A. van der.; BAAS, P. Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. **Blumea,** v. 22, p. 101-121, 1974.

IAWA COMMITTEE. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Buli.,** v. 10, n. 3, p. 219-332,1989.

MACHADO, S. R.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V; MORRETES, B. L. de. Comparative wood anatomy of root and stem in Sfyrox *camporum* (Styracaceae). **IAWA Journ.,** v. 18, n. l, p. 13-25, 1997.

MAZZONI-VIVEIROS, S. C. Aspectos estruturais de *Tibouchina pulchra* Cogn., (Melastomataceae) sob o impacto de poluentes atmosféricos provenientes do complexo industrial de Cubatão, SP-Brasil. São Paulo: USR 1996. 244 p. (Tese D.S.).

PANSHIN, A. J.; DE ZEEUW, C. **Textbook of wood technology** New York: McGraw-Hill, 1980, 722 p.

RAVEN, R H.; EVERT, R. F; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal.** 5. ed. [S.l.]: Guanabara Koogan, 1992. p. 496-507.

SIEBER, M. Anatomical structure of roots of two species of Khaya in Ghana. In: KUCERA, L. J. X. **Trends in wood research.** [S.l.]: Ed. Birkàuser Verlag Basel, 1985, p. 176-183.

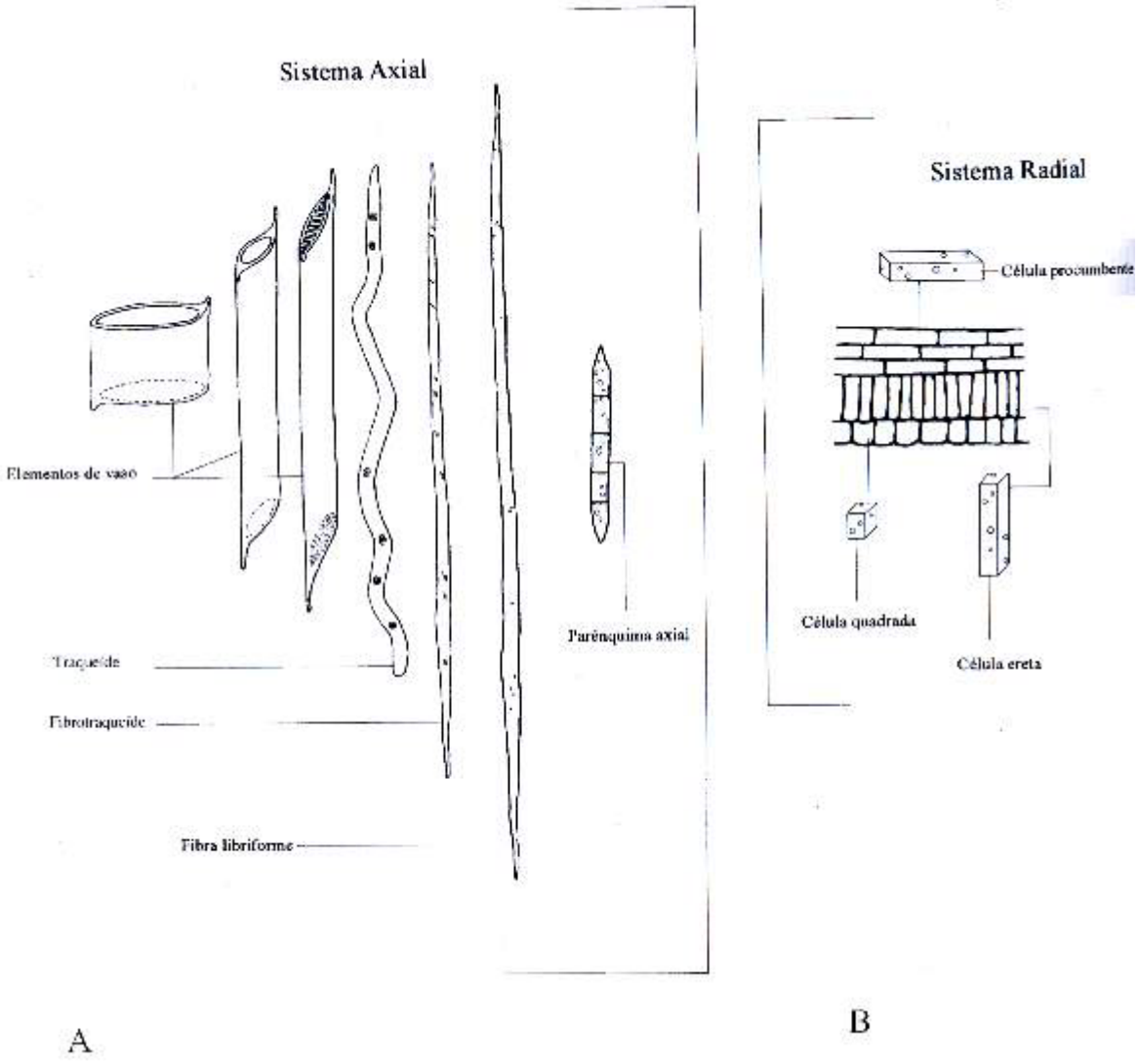


Figura 5.1 - Representação esquemática dos elementos celulares do xilema secundário. A - sistema axial. B - sistema radial.

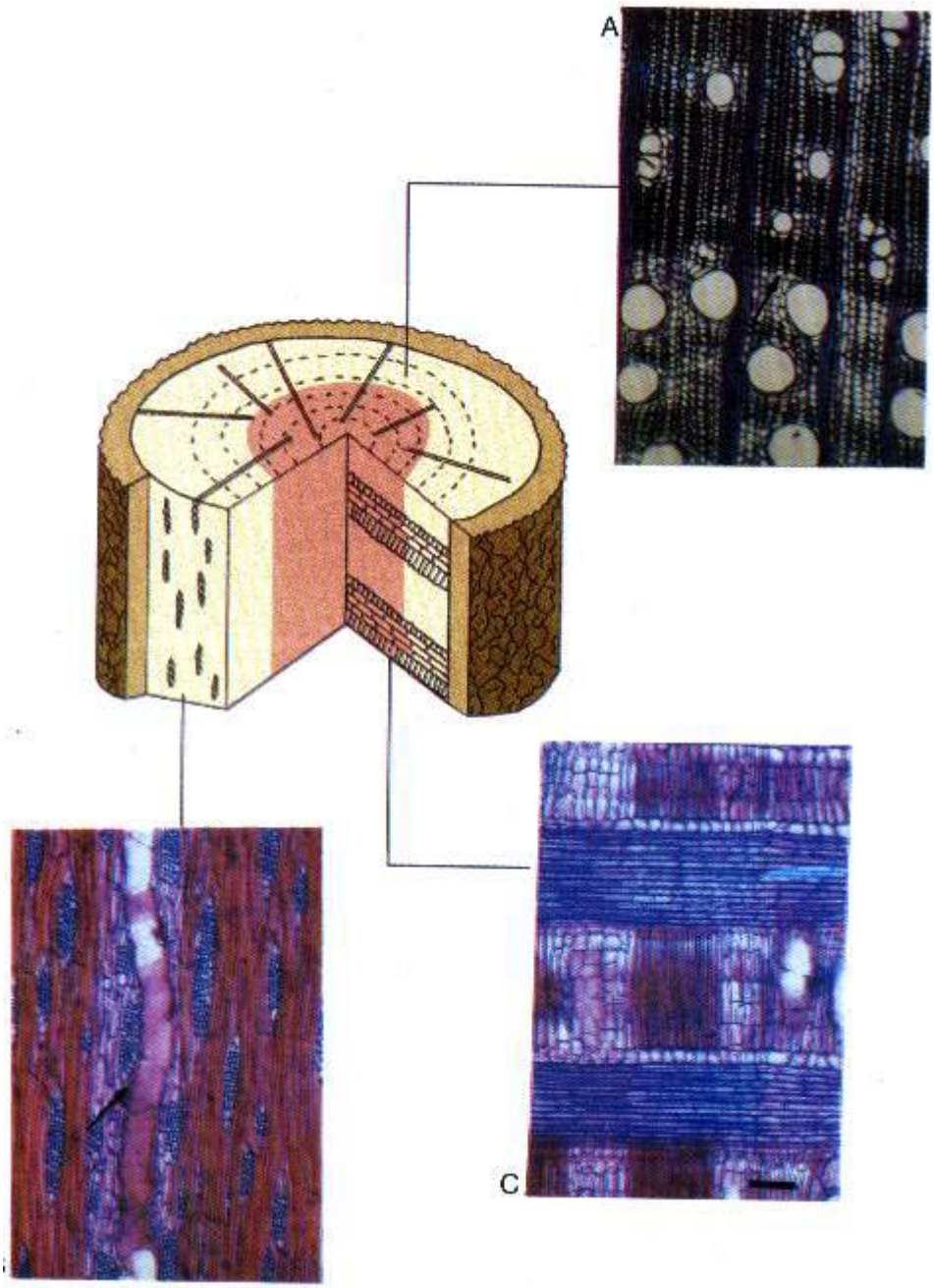


Figura 5.2 - Representação esquemática de um tronco de angiosperma seccionado nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. A-C: tarumã *(Citharexylum myrianthum* Cham. - Verbenaceae). A - Seção transversal do xilema secundário mostrando um anel de crescimento e a nítida separação entre lenho inicial e lenho tardio (seta). B - seção longitudinal tangencial do xilema secundário mostrando um vaso constituído por elementos vasculares curtos (seta); largura e altura dos raios e parênquima axial. C - Seção longitudinal radial do xilema secundário mostrando a composição celular dos raios e o parênquima axial. Barra = 300 μm. (Fotos: Cátia H. Callado).

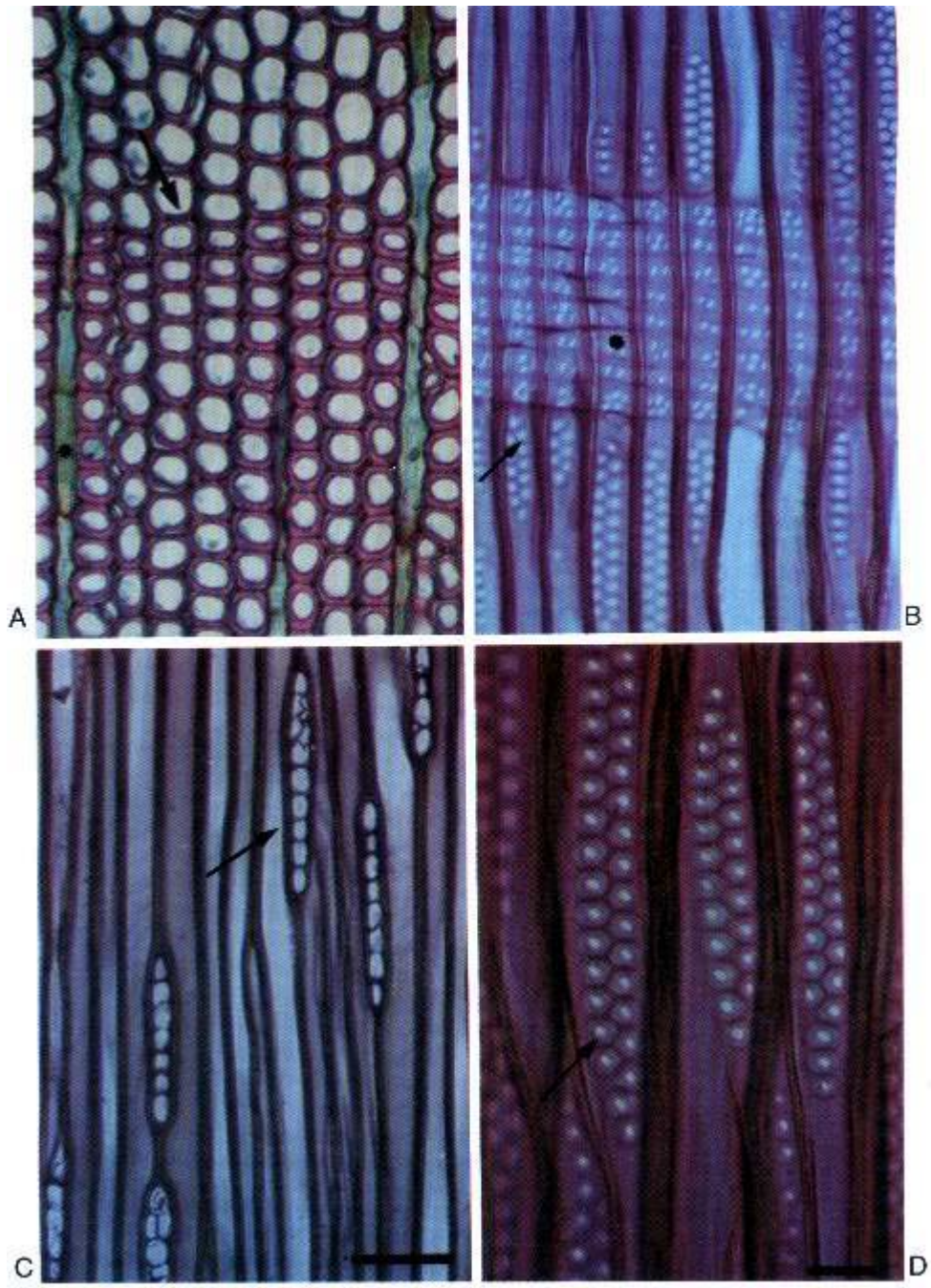


Figura 5.3 - Pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze - Araucariaceae). A - Seção transversal do xilema secundário mostrando a constituição do lenho homogêneo de uma gimnosperma; observam-se o anel de crescimento e a diferença entre o lenho inicial e lenho tardio (seta); traqueídes e raios (*). B - Seção longitudinal radial do xilema secundário mostrando a constituição do lenho homogêneo; observam-se traqueídes (seta) e a composição do raio (*). C - Seção longitudinal tangencial do xilema secundário mostrando traqueídes e raios unisseriados (seta). D - Detalhe das pontoações nas paredes terminais das traqueídes (seta). Barra A-C = 150 μm, D = 200 μm. (Fotos: Cátia H. Callado).

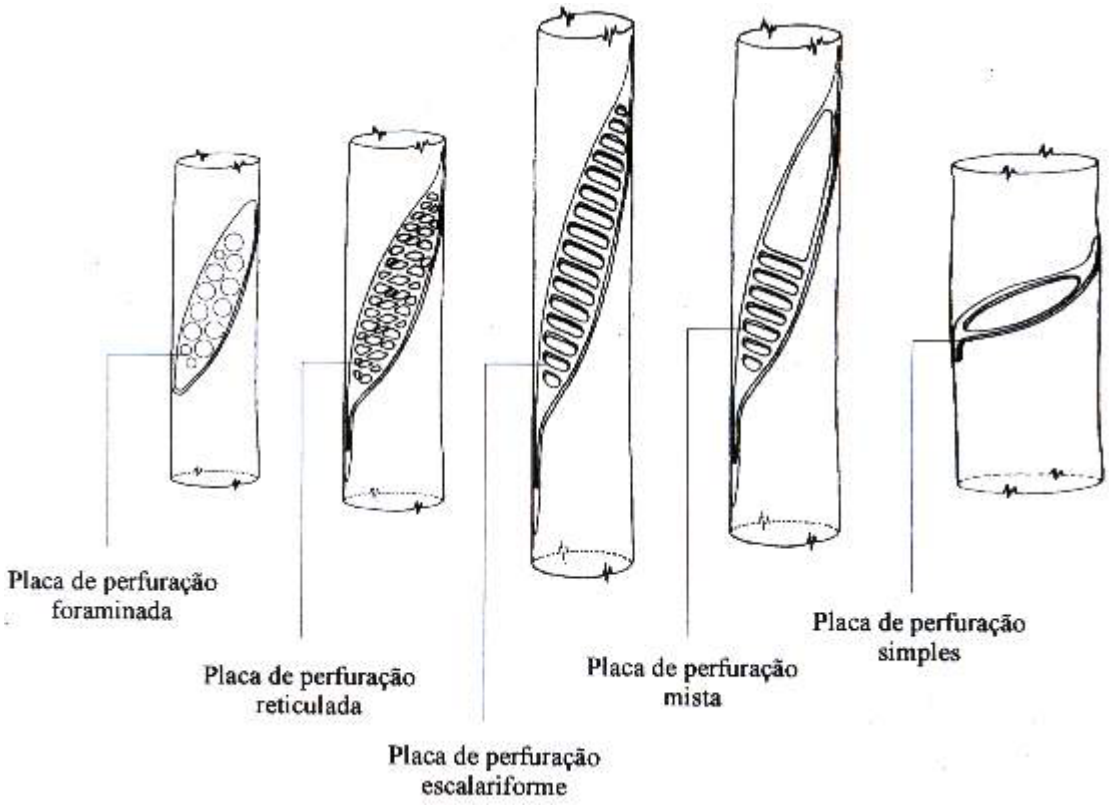


Figura 5.1 – Representação esquemática das placas de perfuração

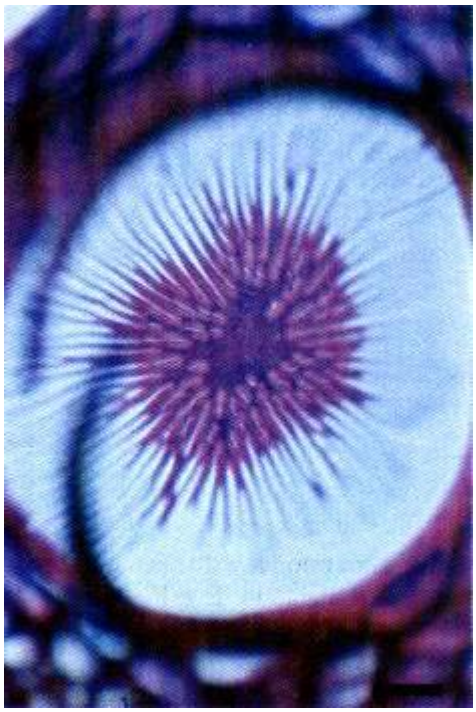


Figura 5.5 - Tarumã (*Citharexylum myrianthum* Cham. - Verbenaceae). Detalhe da placa de perfuração radiada. Barra = 200 μm. (Foto: Cátia H. Callado).

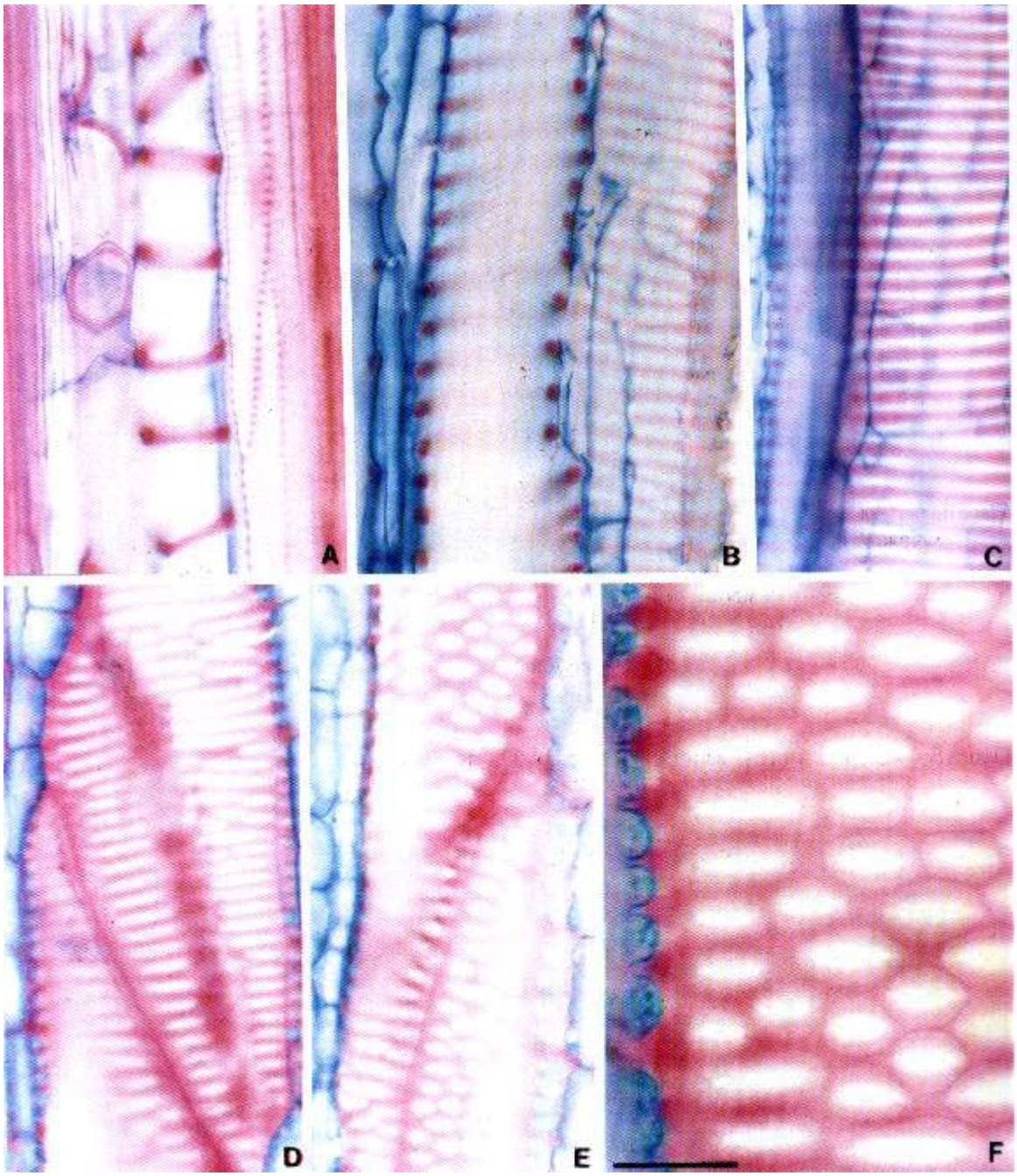


Figura 5.6 - Padrão de deposição da parede secundária nos elementos traqueais do xilema primário. A - Anelar. B - Helicoidal. C - Escalariforme. D - Reticulado. E e F - Pontoado. F = 10 µm. Barra: A, B, C, D e E = 50 µm; F = 10 µm. (Fotos: Sandra M. Carmello Guerreiro).

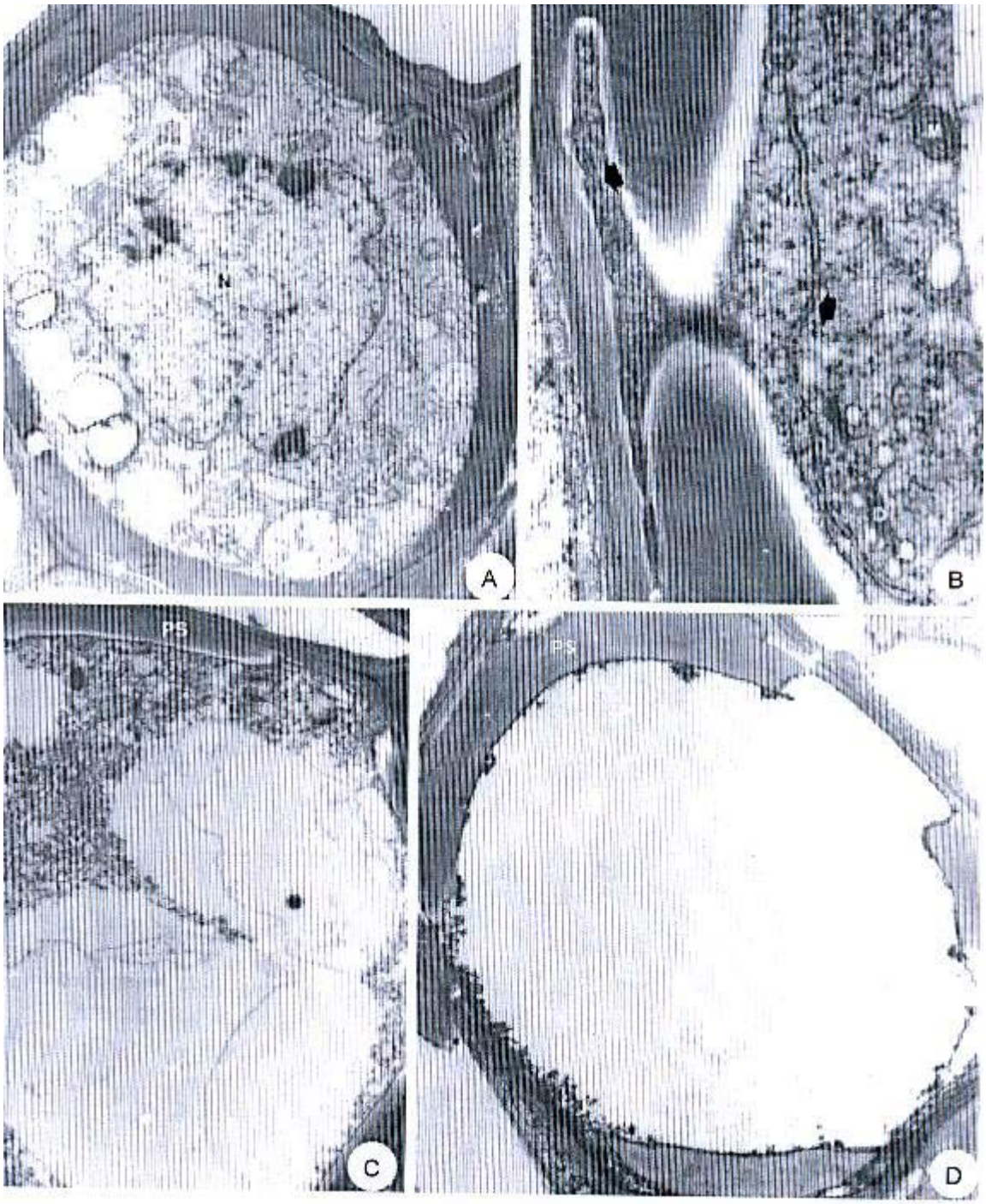


Figura 5.7 - Etapas da diferenciação dos elementos traqueais em *Schizolobium parahyba.* Em C verifica-se a desorganização do citoplasma. D = dictiossomo; M = mitocôndria; N = núcleo; PS = parede secundária; setas = retículo endoplasmático rugoso. Aumentos: A, C e D = 7.475 X; B = 25.410 X. (Fotos: Silvia Rodrigues Machado).

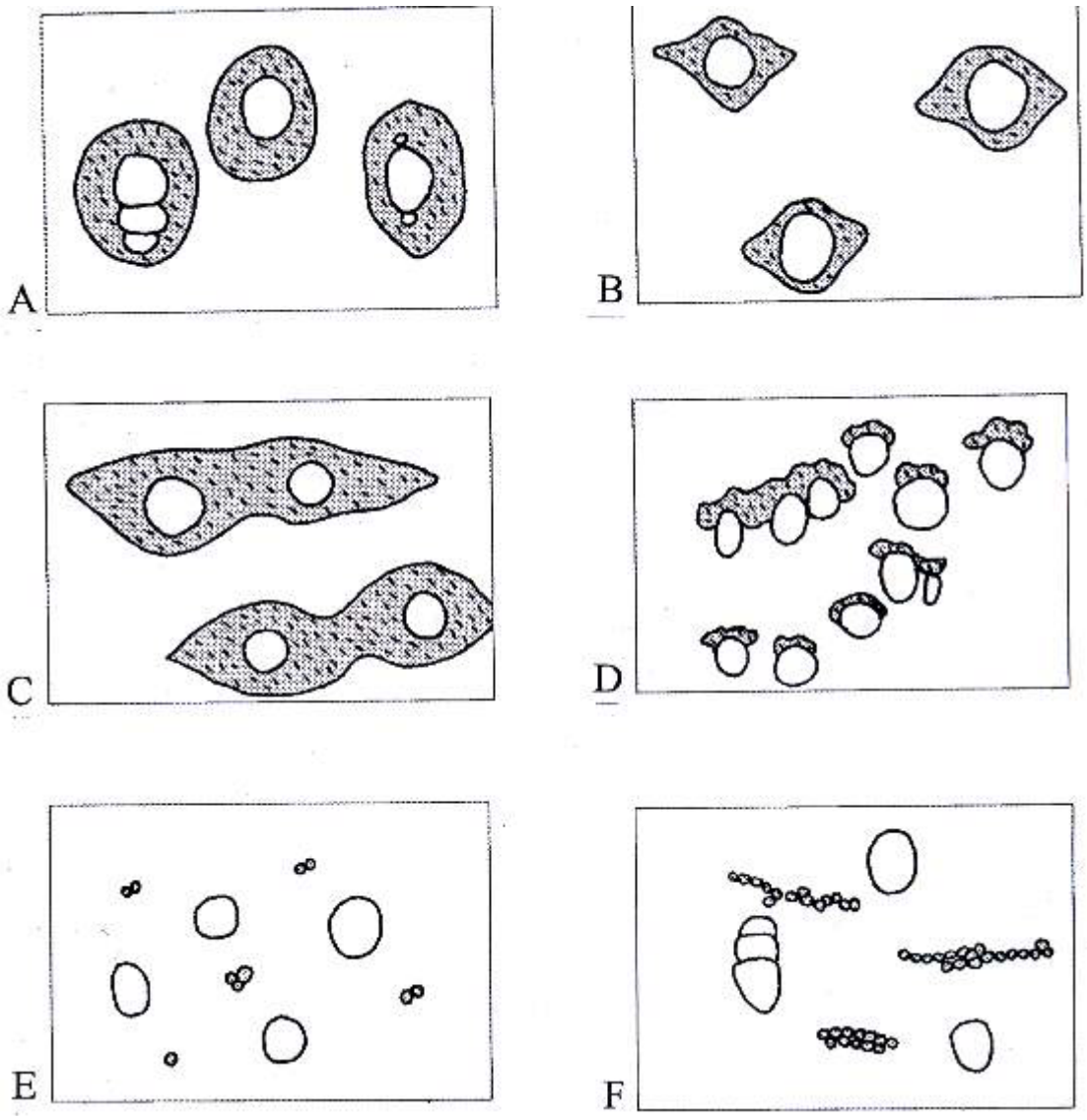


Figura 5.8 - Representação esquemática dos diferentes padrões de parênquima axial. A - vasicêntrico; B - aliforme; C - confluente; D - unilateral; E - difuso; F - difuso em agregados.

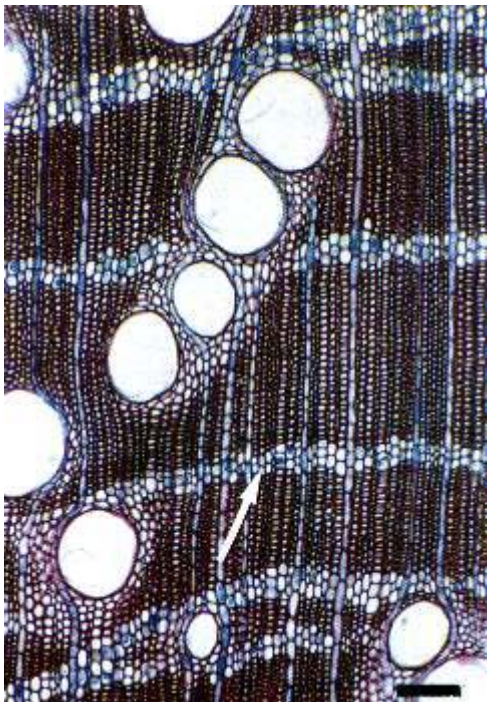


Figura 5.9 - Guarandi (*Calophyllum brasiliense* Camb. - Clusiaceae). Seção transversal do xilema secundário, evidenciando-se o parênquima axial em faixas (seta). Barra = SOOjum. (Foto: Cátia H. Callado).

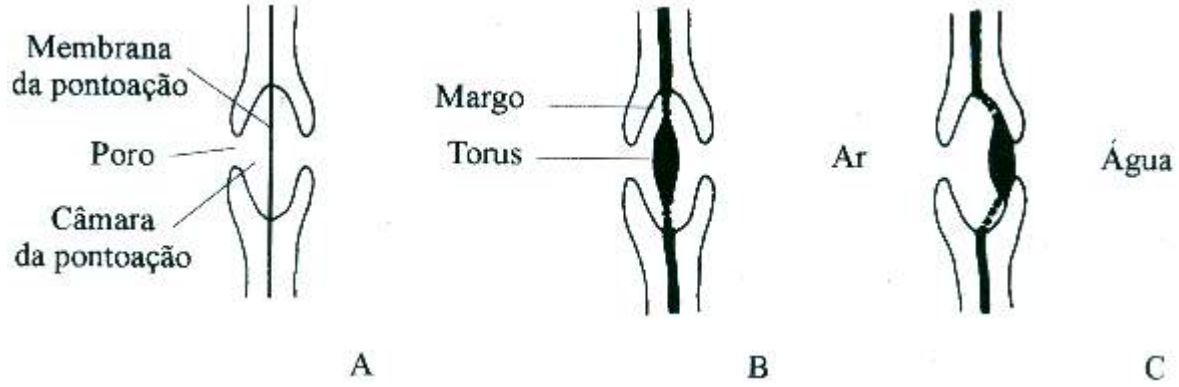


Figura 5.10- Representação esquemática das pontoações. A - pontoação areolada; B - pontoação areolada com torus; C - pontoação aspirada.

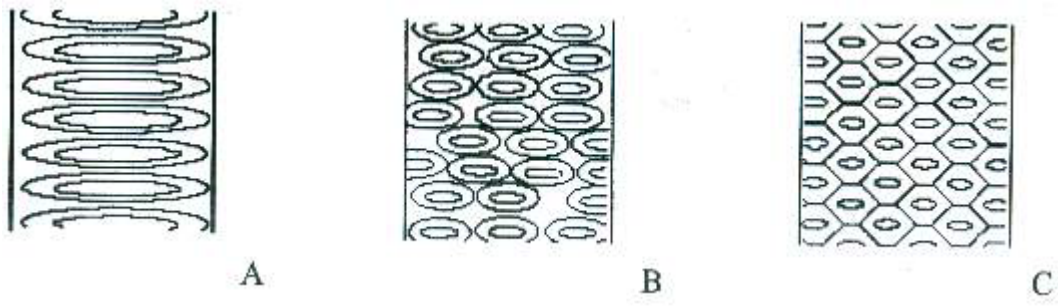


Figura 5.11- Representação esquemática do arranjo das pontoações areoladas. A - escalariformes; B - opostas; C - alternas.

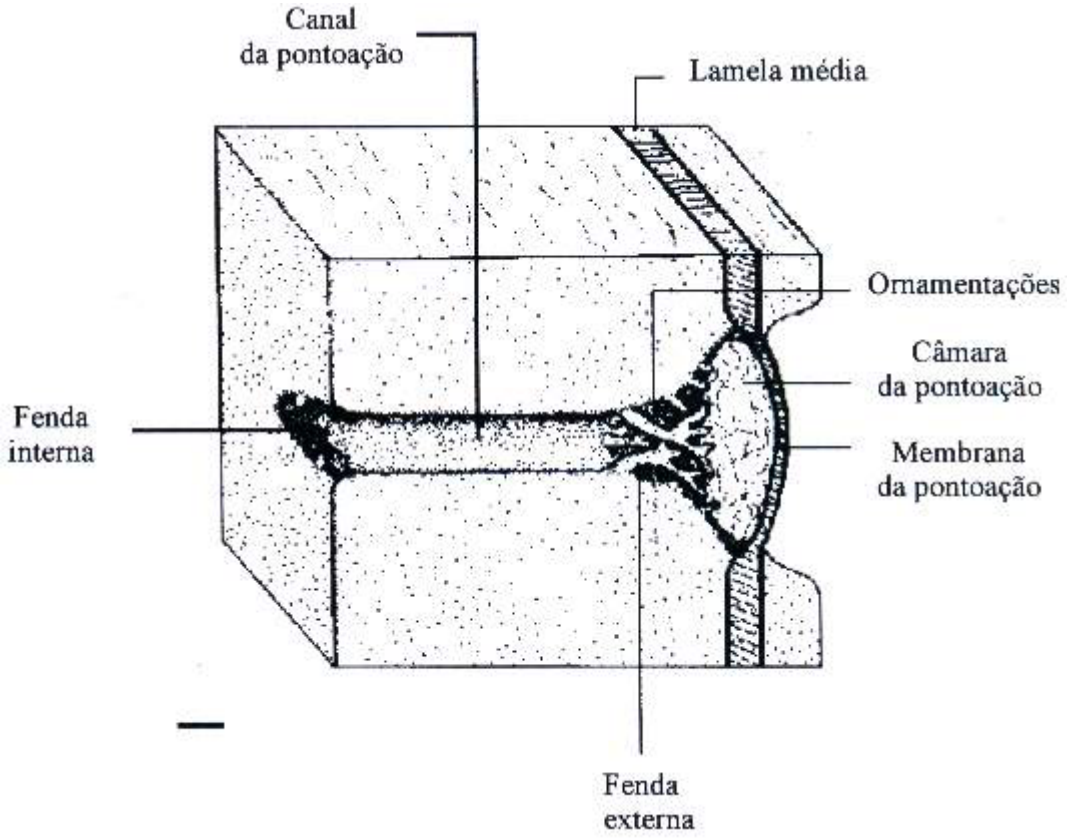


Figura 5.12 - Representação esquemática da pontoação areolada ornamentada. Barra = l μm (Esquema de Raul D. Machado).

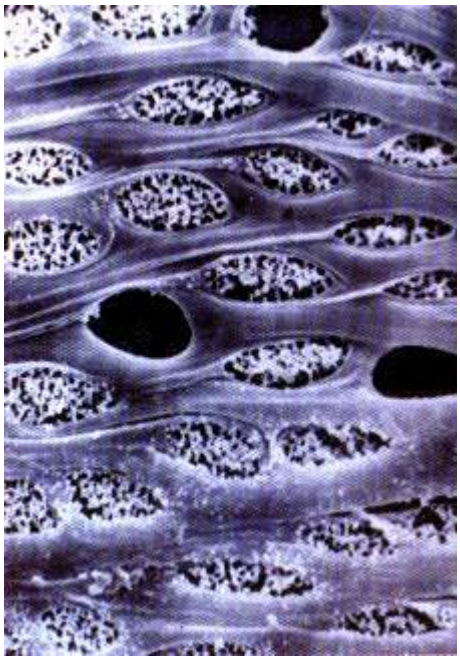


Figura 5.13 - *Merianea robusta* Cogn. (Melastomataceae). Detalhe das pontoações ornamentadas nos elementos de vaso, em microscopia eletrônica de varredura 2.700 X (Foto cedida por Maura da Cunha).

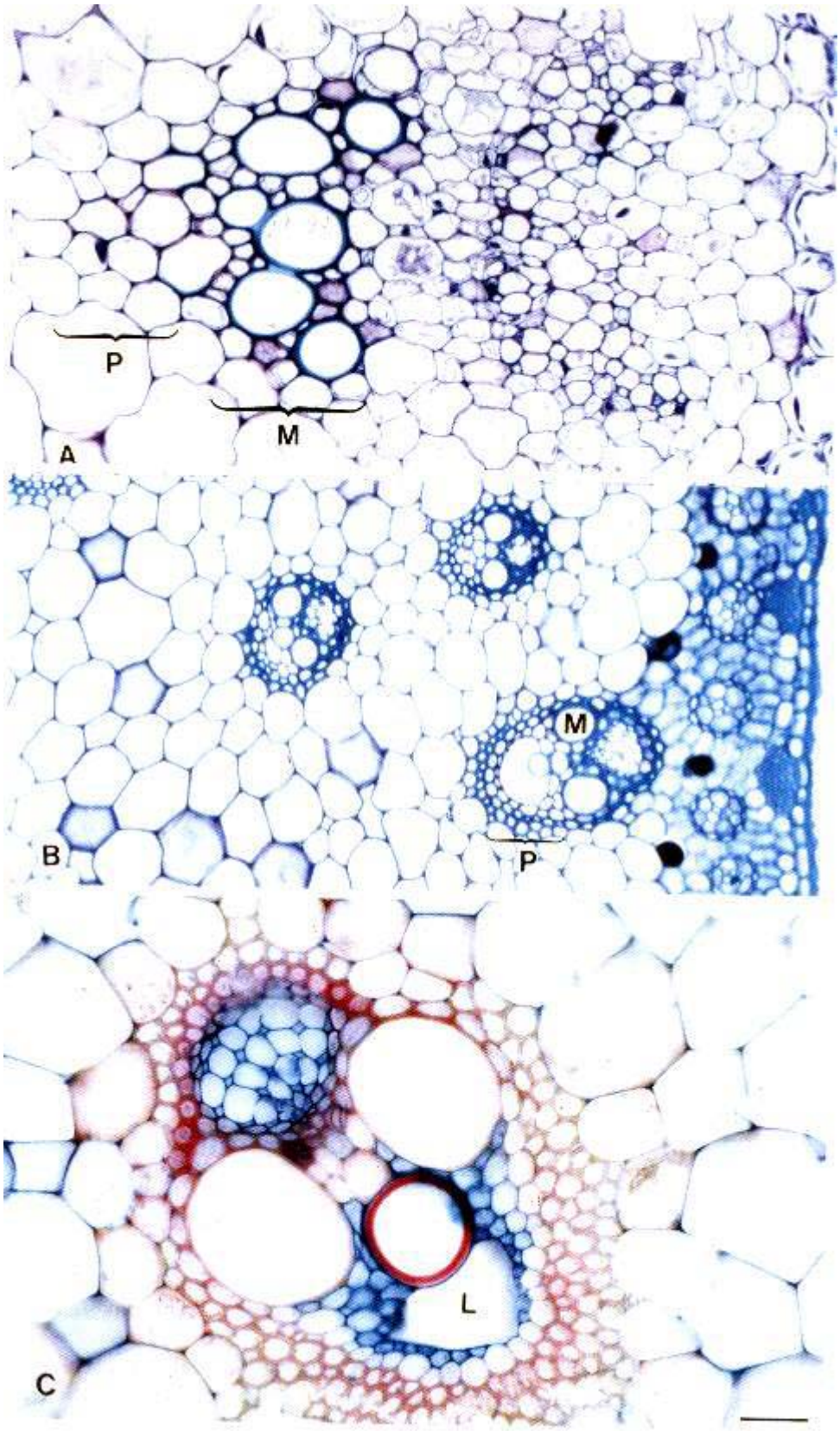


Figura 5.14- Cortes transversais de caules mostrando proto (P) e metaxilema (M). A - Chagas *(Trapaeolum majus)*. B e C - *Cyperus* sp. L = lacuna do protoxilema. Barra: A e B = 30 μm; C = 10 μm. (Fotos: Sandra M. Carmello Guerreiro).

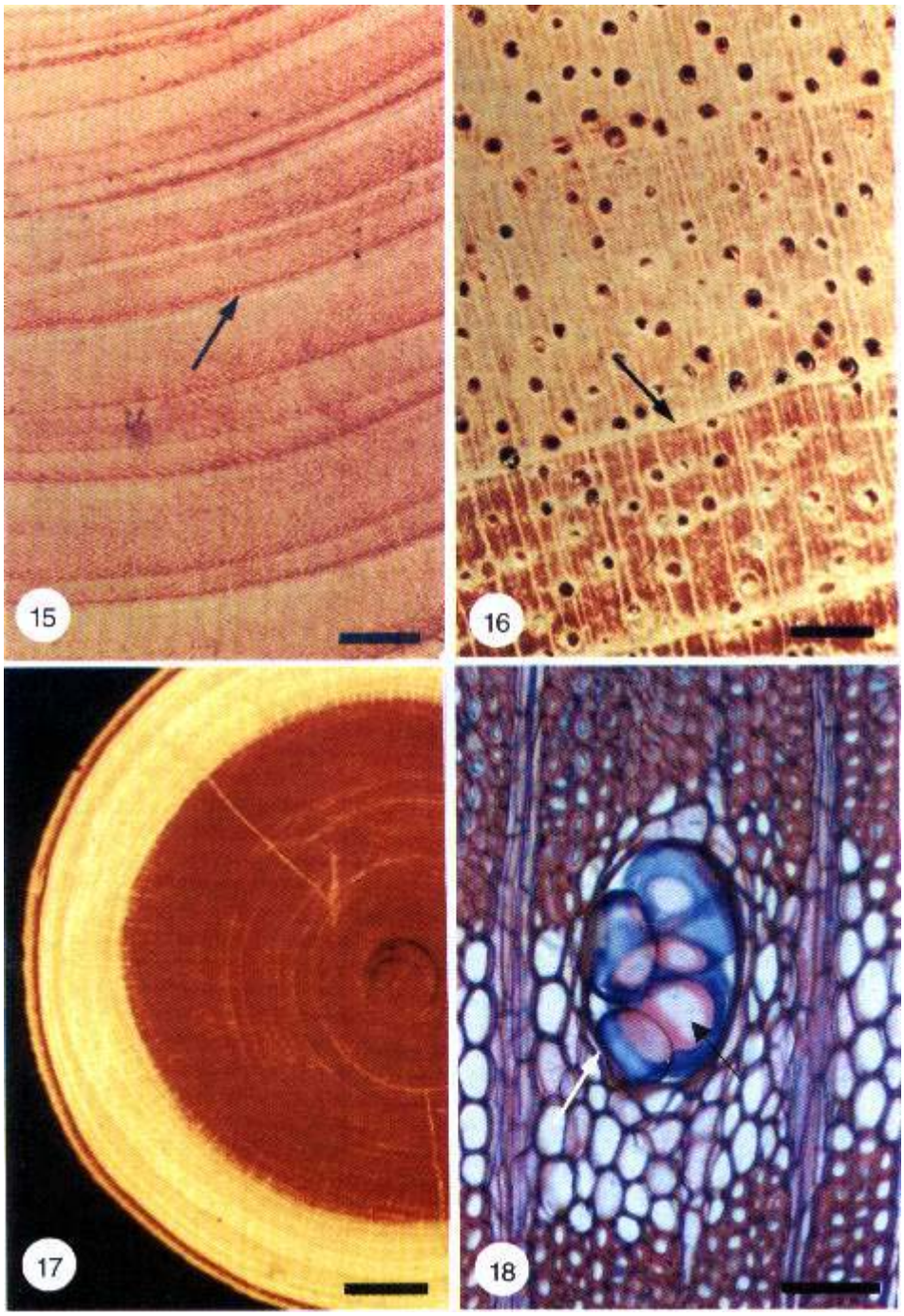


Figura 5.15 – *Piptadenia communis* Benth. (Leguminosae-Mimosoideae). Anéis de crescimento (seta). Observação macroscópica. Barra = 1 cm. (Foto: Vera R. Coradin).

Figura 5.16 – Cedro *(Cedrela odorata L.* Meliaceae). Anéis de crescimento observados em maior aumento (seta). Observação macroscópica. Barra = 1 mm. (Foto: Vera. R. Coradin).

Figura 5.17 – Pau-roxo (Pe/togyne sp. - Leguminosae-Caesalpinioideae); cerne e alburno distintos pela cor. Barra = Icm; observação macroscópica. Barra = 1 cm. (Foto: Vera R. Coradin).

Figura 5.18- Anani (Symphonía *globulifem* L. - Clusiaceae). Tilos (seta preta). Parede do vaso (seta branca). Barra = 150 μm. (Foto: Cátia H. Callado).

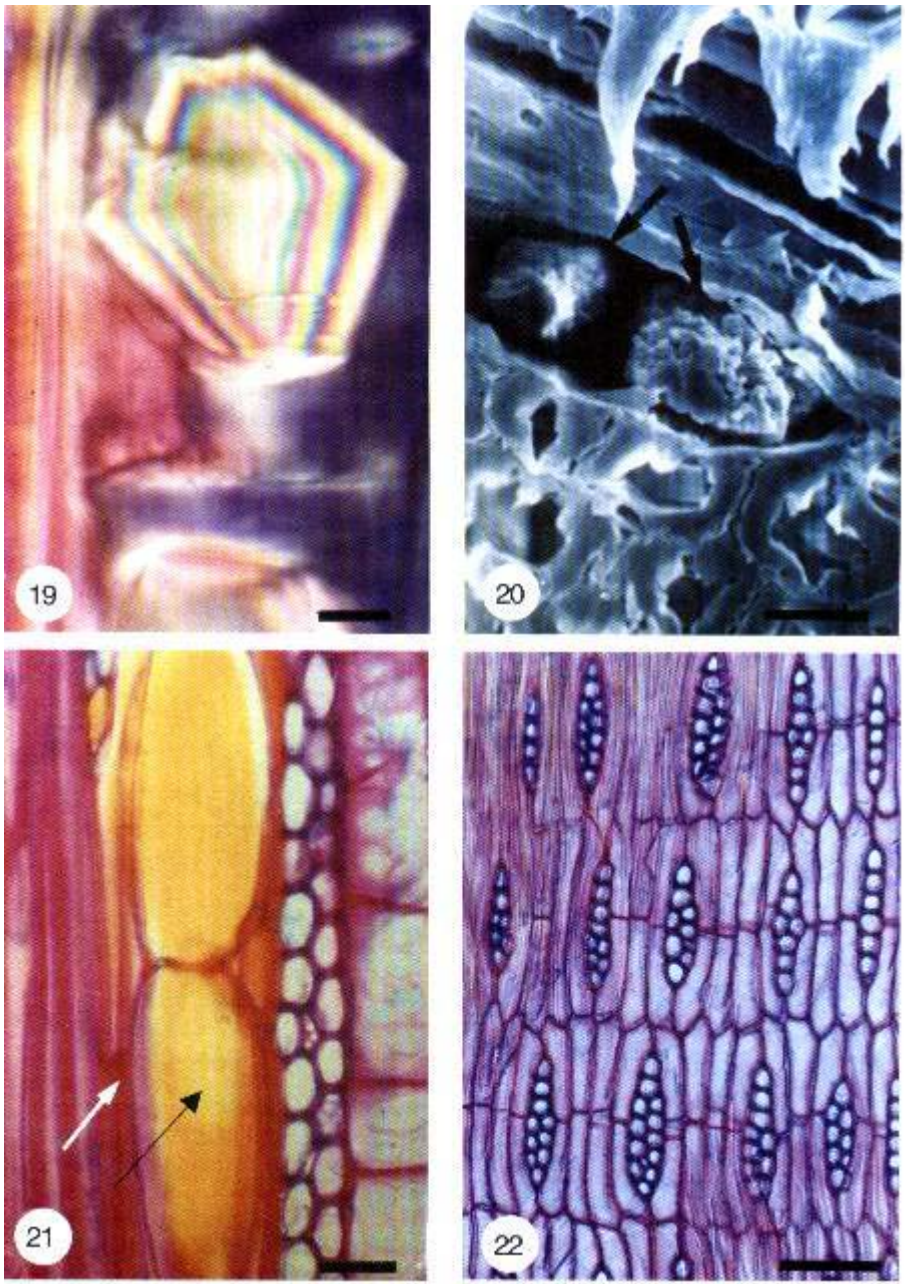


Figura 5.19 – Angelim-do-campo *(Andira fraxinifolia* Benth. - Leguminosae-Papilionoideae). Cristal prismático observado em microscopia de polarização. Barra = l0 μm. (Foto: Cátia H. Callado).

Figura 5.20 – *Beilschmiedia taubertiana* (Schwack. e Mez) Kosterm. (Lauraceae). Corpúsculo de sílica observado em microscopia eletrônica de varredura. Barra = 4 μm. (Foto: Cátia H. Callado).

Figura 5.21 – Anoerá *(Anaueria brasiliensis* Kosterm. - Lauraceae). Células oleíferas (seta preta). Fibra (seta branca). Barra = 10 μm. (Foto: Cátia H. Callado).

Figura 5.22 – Ipê-amarelo-do-brejo *(Tabebuia umbellata* (Sond.) Sandwith). Seção tangencial, evidenciando-se a estratificação dos elementos celulares. Barra = 150 μm. (Foto: Cátia H. Callado).

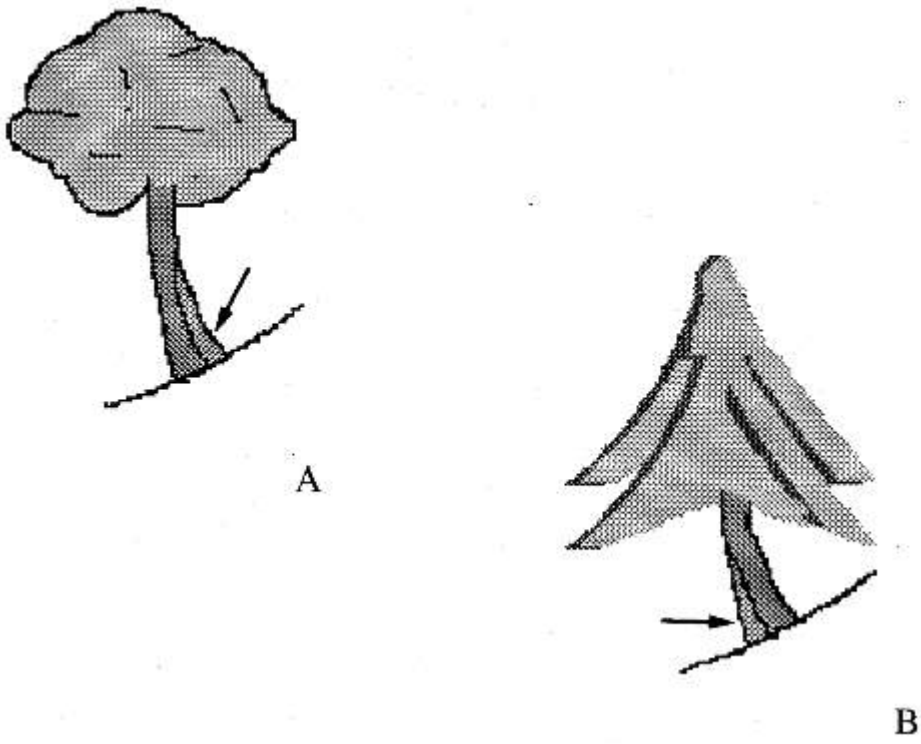


Figura 5.23 – Representação esquemática do lenho de reação (setas). A - Lenho de tração angiosperma. B - Lenho de compressão - gimnosperma.

Capítulo 6

Floema

Silvia Rodrigues Machado[1]
Sandra Maria Carmello-Guerreiro[2]

O floema é o principal tecido de condução de materiais orgânicos e inorgânicos em solução nas plantas vasculares. Água, carboidratos na forma de sacarose, substâncias nitrogenadas como aminoácidos e amidas, lipídios, ácidos orgânicos, ácidos nucléicos, substâncias reguladoras de crescimento, vitaminas e íons inorgânicos são as substâncias transportadas na solução floemática.

O transporte de solutos pelo floema é um movimento entre órgãos produtores (fonte) e consumidores (dreno). Um sítio de produção ou armazenamento de substâncias orgânicas, fundamentalmente carboidratos, é aquele em que a disponibilidade desses compostos excede a sua utilização, por exemplo: folhas maduras, cotilédones e endosperma de sementes em germinação, tecidos de reserva de raízes e caules em brotamento. Um sítio consumidor é aquele em que ocorre consumo de substâncias orgânicas para a formação de novos órgãos ou para a acumulação de substâncias de reserva, como por exemplo: meristemas, folhas jovens, cotilédones ou endosperma de sementes em formação, tecidos de reserva de raiz, caule ou folhas quando estão armazenando essas substâncias. Dessa forma, o floema é a via de união entre sítios produtores e consumidores, e o desenvolvimento de uma planta é um reflexo da transferência de materiais entre eles.

O floema, de forma análoga ao xilema, ocorre em todos os órgãos da planta. Em raízes com estrutura primária, cordões de floema se alternam com cordões de xilema. Na raiz com estrutura secundária e no eixo caulinar, em geral, o floema localiza-se externamente ao xilema (Figs. 6.5 e 6.27). Algumas dicotiledôneas, como Apocynaceae, Asclepiadaceae, Asteraceae, Curcubitaceae, Convolvulaceae, Myrtaceae e Solanaceae, apresentam um floema adicional interno ao xilema, denominado floema interno, ou intraxilemático (Fig. 6.7). Em órgãos de natureza foliar, a posição do floema é dorsal (inferior ou abaxial).

[1] Departamento de Botânica, IB, UNESP Cx. Postal 510. 18618-000 Botucatu, SP
[2] Departamento de Botânica, IB, UNICAMP Cx. Postal 6109. 13083-970 Campinas, SP

Composição Celular do Floema

O floema é um tecido complexo constituído por células especializadas em condução (elementos crivados); células parenquimáticas; algumas especializadas, como as células companheiras, as de transferência e as albuminosas; fibras e esclereídes.

Elementos crivados

Há dois tipos de elementos crivados: células crivadas (Figs. 6.1 e 6.2) e elementos de tubo crivado (Figs. 6.3, 6.4 e 6.6). As características mais marcantes destas células são a presença de áreas crivadas nas paredes, protoplasto vivo, falta de limite entre o citoplasma e os vacúolos e degeneração do núcleo na maturidade. Através das áreas crivadas, os protoplastos de elementos crivados contíguos se interconectam, tanto no sentido longitudinal quanto no lateral.

Células crivadas

São células longas, com paredes terminais oblíquas, que apresentam áreas crivadas em todas as paredes (Figs. 6.1 e 6.2). Estas áreas crivadas são consideradas não-especializadas, porque seus poros têm diâmetro pequeno e são similares entre si. As células crivadas encontram-se, predominantemente, nas criptógamas vasculares e gimnospermas.

Elementos de tubo crivado

São células mais curtas que se caracterizam por apresentar áreas crivadas especializadas (placas crivadas) nas paredes terminais (Figs. 6.3, 6.4, 6.6, 6.8 e 6.9), e áreas crivadas nas paredes laterais. Vários elementos de tubo crivado são conectados uns aos outros pelas paredes terminais, onde se localizam as placas crivadas, formando uma série longitudinal denominada tubo crivado (Figs. 6.3 e 6.8). Estas células são exclusivas das angiospermas.

As placas crivadas variam de transversais a oblíquas (Figs. 6.4, 6.8 e 6.9), e o diâmetro dos poros, de l /u,m a aproximadamente 15 *i^m.* Uma placa crivada pode conter várias áreas crivadas - placa crivada composta (Fig. 6.9) -; ou apenas uma área crivada -placa crivada simples (Figs. 6.6 e 6.8). Nas compostas, os poros são relativamente estreitos e, em geral, encontram-se em paredes terminais oblíquas, indicando primitividade. No curso da evolução parece ter ocorrido diminuição na inclinação das paredes terminais e aumento no diâmetro do poro da área crivada nestas regiões, levando a uma nítida distinção entre as placas crivadas nas paredes terminais e as áreas crivadas nas paredes laterais.

Nos elementos de tubo crivado funcionais é comum a ocorrência de calose (Figs. 6.18 a 6.20), um polissacarídeo (8-1,3 glicose), em torno dos poros tanto da placa crivada quanto das áreas crivadas laterais. A presença de calose pode ser facilmente demonstrada com azul-de-resorcina ou azul-de-anilina.

Embora se considere que a calose seja um constituinte natural de placas crivadas e áreas crivadas laterais de elementos de tubo crivado funcionais, existem evidências de que, em resposta a danos ou em processos normais do desenvolvimento, como dormência e senescência, há rápida deposição de calose que culmina com a obstrução do poro.

A calose depositada em resposta aos danos é referida como de cicatrização, enquanto a que se deposita naturalmente ao final do funcionamento do elemento crivado é chamada de definitiva (antigamente referida como calo). Esta desaparece algum tempo após a morte do elemento crivado. Em muitas dicotiledôneas, os elementos crivados funcionam durante uma estação de crescimento, enquanto, em outras, funcionam durante dois anos, podendo, em algumas espécies, permanecer ativos durante toda a vida da planta. Neste caso, a calose depositada no final da estação de crescimento é removida no início da reativação do transporte no floema, sendo denominada calose de dormência.

O elemento de tubo crivado distingue-se pela presença de uma parede celular de natureza péctico-celulósica. Ocasionalmente, tem sido relatada a presença de elemento crivado com parede lignificada no floema de algumas gramíneas. A parede tem espessura variável nas diferentes espécies, sendo geralmente mais espessa que a das células parenquimáticas adjacentes; esta é uma característica que pode facilitar o reconhecimento do elemento de tubo crivado. Em algumas espécies, o elemento de tubo crivado mostra parede celular homogênea, enquanto, em outras, a parede é constituída por dois estratos: um mais delgado, subjacente à lamela mediana, e outro mais interno e espesso, adjacente ao protoplasto. Em seções de material fresco, esse estrato parietal mais espesso, quando observado ao microscópio de luz, apresenta brilho perolado, sendo denominado camada nacarada. Ao microscópio eletrônico, a camada nacarada mostra estrutura polilamelada, sendo as microfibrilas de celulose arranjadas paralelas ao eixo maior da célula ou dispersas, formando uma rede entrelaçada de aspecto laxo (Figs. 6.14 e 6.15). A função desta camada é desconhecida; no entanto, acredita-se que facilite o transporte radial de nutrientes.

O protoplasto de um elemento de tubo crivado jovem contém todos os componentes celulares característicos das células vegetais - membrana plasmática, núcleo, citoplasma, um ou mais vacúolos, retículo endoplasmático, ribossomas, plastídios, mitocôndrias, microtúbulos, microfilamentos e dictiossomas. Durante a diferenciação do tubo crivado, o protoplasto modifica-se profundamente, sendo a degeneração do núcleo e da membrana vacuolar (tonoplasto) a principal modificação. A degeneração do núcleo durante as fases de maturação é reconhecida como um dos eventos mais importantes na ontogenia dos elementos crivados. Nos elementos de tubo crivado de dicotiledôneas, essa degeneração dá-se tipicamente por cromatólise, processo que envolve a perda gradual da estabilidade da cromatina e do nucléolo, e por eventual ruptura do envelope nuclear e degeneração picnótica. A ruptura do tonoplasto resulta na perda do limite entre o citoplasma e o vacúolo (Fig. 6.10) e forma uma mistura líquida denominada mictoplasma, que ocupa a região central da célula, sendo contínua de célula a célula através das áreas crivadas.

Na maturidade, o elemento crivado retém a membrana plasmática, retículo endoplasmático, alguns plastídios e mitocôndrias. Estas organelas ficam situadas no delgado citoplasma periférico residual (Fig. 6.10). Entre os componentes que se mantêm no elemento crivado adulto, a mitocôndria é a que menos apresenta modificações estruturais durante a diferenciação. Ribossomas, dictiossomas e microtúbulos estão ausentes.

Os elementos crivados adultos, com raras exceções, apresentam uma proteína característica denominada proteína P (P-Phloem) (Figs. 6.16 e 6.20 a 6.22), que é observada no citoplasma periférico. Acredita-se que ela funcione como um endoesqueleto, isto é, uma rede, ou trama, que mantém o citoplasma em posição parietal.

A proteína P foi encontrada em todas as dicotiledôneas estudadas e na maioria das monocotiledôneas, estando ausente em gimnospermas e criptógamas vasculares. A proteína P já está presente no elemento de tubo crivado imaturo, na forma de pequenos grumos, denominados corpúsculos de proteína R Durante a diferenciação, esses corpúsculos se rompem e a proteína fica dispersa na fina camada de citoplasma periférico do elemento crivado maduro. A estrutura desta proteína é variável entre espécies e dentro da mesma espécie vegetal, podendo apresentar-se nas formas tubular, filamentosa ou fibrilar, granular e cristalina. Estudos bioquímicos indicam que a proteína P (anteriormente denominada tampão de mucilagem), juntamente com a calose, atua no fechamento dos poros da placa crivada de elementos crivados que apresentaram dano, prevenindo, assim, a perda de assimilados. A ausência de proteína P nas gimnospermas e no protofloema de algumas dicotiledôneas *parece* estar relacionada com o tamanho pequeno dos poros nas áreas crivadas. Juntamente com a função seladora da proteína *P,* as lecitinas desta proteína podem imobilizar bactérias e fungos.

No elemento de tubo crivado maduro, o retículo endoplasmático apresenta-se como uma rede complexa, adjacente à membrana plasmática, formada por cisternas dispostas paralela ou perpendicularmente à parede celular. Várias funções são atribuídas ao retículo endoplasmático, e a principal refere-se à sua participação no transporte e distribuição de íons. Os plastídios dos elementos de tubo crivado classificam-se em dois tipos quanto à substância que acumulam: plastídio tipo P (Protein) (Figs. 6.15 e 6.17) e plastídio tipo S (Starch) (Fig. 6.18). Os plastídios tipo P podem conter exclusivamente proteína ou proteína e amido e ser divididos em vários subtipos e formas com base na sua composição específica. Os plastídios tipo S acumulam unicamente amido. A ultra-estrutura e composição dos plastídios do elemento de tubo crivado constituem um caráter taxonômico e filogenético extremamente importante para as angiospermas.

Células parenquimáticas associadas aos elementos crivados

O floema das fanerógamas contém um número variável de células parenquimáticas; estas se diferenciam umas das outras, tanto estrutural quanto funcionalmente, bem como no seu grau de especialização em relação aos elementos crivados. O grau de relação das células parenquimáticas com os elementos crivados permite estabelecer categorias entre eles.

Células companheiras

Entre as células parenquimáticas especializadas, as células companheiras são as mais intimamente relacionadas com o elemento de tubo crivado. Estas duas células são relacionadas ontogeneticamente, pois derivam da mesma inicial procambial ou cambial. As células companheiras estão associadas ao elemento de tubo crivado por numerosas conexões citoplasmáticas (Fig. 6.11) e mantêm-se vivas durante todo o período funcional do elemento de tubo crivado.

As células companheiras apresentam citoplasma denso, com muitos ribossomas livres, numerosas mitocôndrias, retículo endoplasmático rugoso, plastídios com tilacóides bem desenvolvidos e núcleo proeminente (Figs. 6.12, 6.23 e 6.24). As conexões entre o elemento de tubo crivado e as células companheiras consistem de poros no lado do elemento de tubo crivado e de plasmodesmos ramificados no lado da célula companheira (Fig. 6.13). Devido às numerosas conexões com o elemento de tubo crivado e às características ultra-estruturais, típicas de uma célula metabolicamente ativa, que as tornam muito semelhantes a uma célula secretora, acredita-se que as células companheiras têm importante papel na distribuição dos assimilados do elemento de tubo crivado. Além disso, acredita-se que elas comandem as atividades dos elementos de tubo crivado mediante a transferência de moléculas informacionais e de outras substâncias, como o ATP através das conexões das paredes em comum. A evidência de interdependência dessas duas células está na observação de que as duas funcionam e morrem ao mesmo tempo.

Células albuminosas

Em gimnospermas não ocorrem células companheiras como as descritas anteriormente, contudo são evidenciadas células parenquimáticas que se coram mais intensamente com corantes citoplasmáticos. Estas células estão aparentemente associadas, tanto fisiológica quanto morfologicamente, às células crivadas e são denominadas células albuminosas ou células de Strasburger.

Células intermediárias

Nas nervuras de menor calibre de folhas adultas, onde se dá o carregamento do floema com os açúcares sintetizados no mesofilo, os elementos de tubo crivado são muito pequenos, enquanto as células parenquimáticas associadas são bem maiores (Fig. 6.12). Estas células, incluindo as companheiras e as não-companheiras, são denominadas intermediárias, uma vez que medeiam o acúmulo e carregamento de solutos orgânicos, principalmente carboidratos. A parede destas células pode ser lisa, porém em algumas espécies de dicotiledôneas pode apresentar invaginações em direção ao citoplasma (projeções labirínticas). Neste caso, as células são consideradas células de transferência (Figs. 6.25 e 6.26). Há dois tipos de células intermediárias: tipo A e tipo B. As do tipo A são células companheiras com projeções labirínticas desenvolvidas em toda a superfície da parede, exceto naquela em contato com o elemento de tubo crivado. As do tipo B não são células companheiras, e as projeções labirínticas, presentes em toda a superfície da célula, são mais desenvolvidas na face de contato com o elemento de tubo crivado. Entre as funções atribuídas às células intermediárias

com projeções labirínticas incluem-se as de receber *e* transferir os carboidratos para os elementos de tubo crivado, recuperar e reciclar os solutos a partir do apoplasto e incrementar as trocas apoplasto-simplasto via membrana plasmática.

Nas células intermediárias, companheiras ou não-companheiras, com ou sem projeções labirínticas, ocorrem numerosas conexões citoplasmáticas por meio de plasmodesmos.

Células parenquimáticas não-especializadas, fibras e esclereídes

Células parenquimáticas não-especializadas, fibras e esclereídes são componentes comuns do floema. As células parenquimáticas podem conter diferentes substâncias como amido, taninos e cristais. As fibras, normalmente abundantes no floema, são de dois tipos: septadas e não-septadas, que podem ou não ter protoplasto vivo na maturidade. As fibras que mantêm o protoplasto vivo na maturidade funcionam como células de reserva de substâncias, atuando de forma similar às células do parênquima.

As esclereídes são também freqüentemente encontradas no floema e podem estar associadas às fibras ou ocorrer isoladas. Estas células geralmente se encontram nas partes mais velhas do floema e resultam da esclerificação de células do parênquima, que pode ser precedida ou não de crescimento celular intrusivo. Durante este crescimento, as esclereídes alongam-se ou tornam-se muito ramificadas, ficando difícil distingui-las das fibras. O tipo intermediário é denominado fibroesclereíde. A presença de esclereídes e suas características podem ser de valor taxonômico.

Floema Primário e Floema Secundário

Os elementos celulares do floema que provêm da atividade do procâmbio, um tecido meristemático primário, constituem o floema primário. Já os originados da atividade do câmbio, um meristema lateral, formam o floema secundário e se adicionam ao floema primário.

Floema primário

Durante a formação de um órgão, distinguem-se duas categorias de floema primário: o protofloema e o metafloema.

O protofloema é constituído pêlos elementos crivados que se formam no início da diferenciação do floema, nas partes jovens da planta que ainda estão crescendo. Alonga-se e ajusta-se ao ritmo de crescimento do órgão. À medida que prossegue o crescimento do órgão, os elementos crivados sofrem estiramento, colapsam completamente e cessam o funcionamento, tornando-se, eventualmente, obliterados. Os elementos de tubo crivado do protofloema das angiospermas são estreitos, inconspícuos e com áreas crivadas com calose. Podem ou não ter células companheiras e aparecem isolados, ou em grupos, entre células parenquimáticas que, freqüentemente, estão alongando. Em numerosas angiospermas, essas células parenquimáticas são primórdios de fibras que progressivamente aumentam o seu

comprimento, desenvolvem paredes secundárias e maturam como fibras. Estas fibras são visíveis na periferia do floema de muitos caules de dicotiledôneas e muitas vezes são denominadas pericíclicas.

O metafloema diferencia-se mais tardiamente que o protofloema, sendo constituído por elementos crivados que se distinguem nas partes que já pararam de crescer em extensão; os elementos condutores do metafloema são mais persistentes que os do protofloema e, nas plantas que não apresentam crescimento secundário, constituem a única porção condutora do floema.

Embora os elementos crivados dessas duas categorias sejam fundamentalmente idênticos, no metafloema os elementos crivados são maiores e mais largos que no protofloema e as células companheiras estão regularmente presentes.

Floema secundário

Igualmente ao xilema secundário, o floema secundário consiste de um sistema radial, ou horizontal, e de um sistema axial, ou vertical (Fig. 6.27), ambos derivados do câmbio. No sistema axial, as células originam-se de iniciais fusiformes e, no sistema radial, de iniciais radiais, como mencionado no Capítulo 8.

O sistema axial contém elementos crivados, células parenquimáticas e esclerenquimáticas; o radial consiste principalmente de células parenquimáticas que formam os raios (Fig. 6.28). Além dessas células, no floema secundário é comum a ocorrência de tecidos ou células secretoras, como: idioblastos (*Styrax camporum},* duetos secretores *(Lithraea molleoides e Pinus halepensis)* e laticíferos *(Heuea brasiliensis*).

A quantidade de floema secundário condutor depende da espécie vegetal e da idade do órgão. Normalmente, esta quantidade é menor que a de xilema secundário, com relação ao espaço ocupado e ao número de células produzidas.

Nas coníferas, assim como no xilema secundário, a estrutura do floema secundário é mais simples. O sistema axial contém em maior proporção células crivadas e células albuminosas associadas e, em menor quantidade, fibras e esclereídes. As fibras estão ausentes em *Pinus*, porém presentes em Taxaceae, Taxodiaceae e Cupressaceae. Formam bandas tangenciais, unisseriadas, que alternam com bandas similares formadas por células parenquimáticas e crivadas. A disposição desses três tipos celulares é constante dentro de uma espécie e pode constituir uma característica taxonômica importante. O parênquima axial ocorre em faixas, e suas células podem armazenar amido, taninos, óleos e cristais. O sistema radial contém somente células parenquimáticas, de reserva ou albuminosas, constituindo raios unisseriados longos. Nos raios, é comum a presença de células taníferas, duetos resiníferos ou de outras estruturas secretoras.

Nas dicotiledôneas, o floema secundário é mais complexo e diversificado que o das coníferas. O sistema axial contém elementos de tubo crivado e células companheiras, células parenquimáticas de reserva e comumente fibras e esclereídes (Fig. 6.31). O sistema radial é constituído principalmente por células parenquimáticas que formam raios unisseriados ou multisseriados, longos ou curtos, igualmente aos raios xilemáticos. As vezes, podem ocorrer esclereídes ou parênquima esclerificado e com cristais (Fig. 6.33). A diversidade de organização do floema secundário das dicotiledôneas é devida, principalmente, à disposição das fibras. Em algumas espécies, as fibras estão ausentes, como em *Aristolochia,* ou

constituem agrupamentos pequenos por entre as células parenquimáticas e elementos de tubos crivados, ou formam faixas tangenciais contínuas alternadas com estratos contendo elementos condutores e parênquima. A estratificação ou não do floema secundário depende das características do câmbio. Esclereídes, células esclerificadas e cristais são comuns no floema secundário, principalmente na sua região mais periférica e não-condutora. No floema secundário das dicotiledôneas, podem ser encontrados dois tipos de esclereídes: primárias e secundárias. As esclereídes primárias diferenciam-se e maturam ao mesmo tempo que as demais células do floema, sendo, portanto, encontradas no floema condutor. As secundárias aparecem somente nas regiões mais velhas, não-condutoras, do floema e podem originar-se por esclerificação de células, tanto do parênquima axial quanto do radial. A presença de esclereídes e sua distribuição no floema secundário podem ter valor taxonômico.

A presença de elementos de tubo crivado nos raios floemáticos é pouco comum, tendo sido verificados elementos crivados em grupos ou isolados em Curcubitaceae, Asteraceae e espécies arbóreas tropicais, como *Acácia nilotíca,* Erythrina *uariegata e Tectona granais.*

À medida que o crescimento secundário do órgão progride, a porção mais periférica e não-condutora do floema secundário se expande tangencialmente, acompanhando, assim, o aumento da circunferência do eixo vegetativo. A expansão é denominada dilatação e resulta da atividade do tecido de dilatação (Figs. 6.29 e 6.30 a 6.32). Este tecido pode originar-se da divisão e expansão de células do parênquima axial, sendo, neste caso, chamado de tecido proliferativo, ou de células do parênquima radial, denominando-se tecido de expansão. Em geral, numa mesma planta, a dilatação do floema resulta da atividade simultânea desses dois tecidos. Somente alguns raios se dilatam, enquanto os demais permanecem no estádio original (Figs. 6.29 e 6.31). Os elementos de tubo crivado comprimem-se lateralmente e às vezes tornam-se obliterados ou enchem-se de gases. As células do parênquima freqüentemente aumentam de tamanho e acabam, também, por comprimir os tubos crivados.

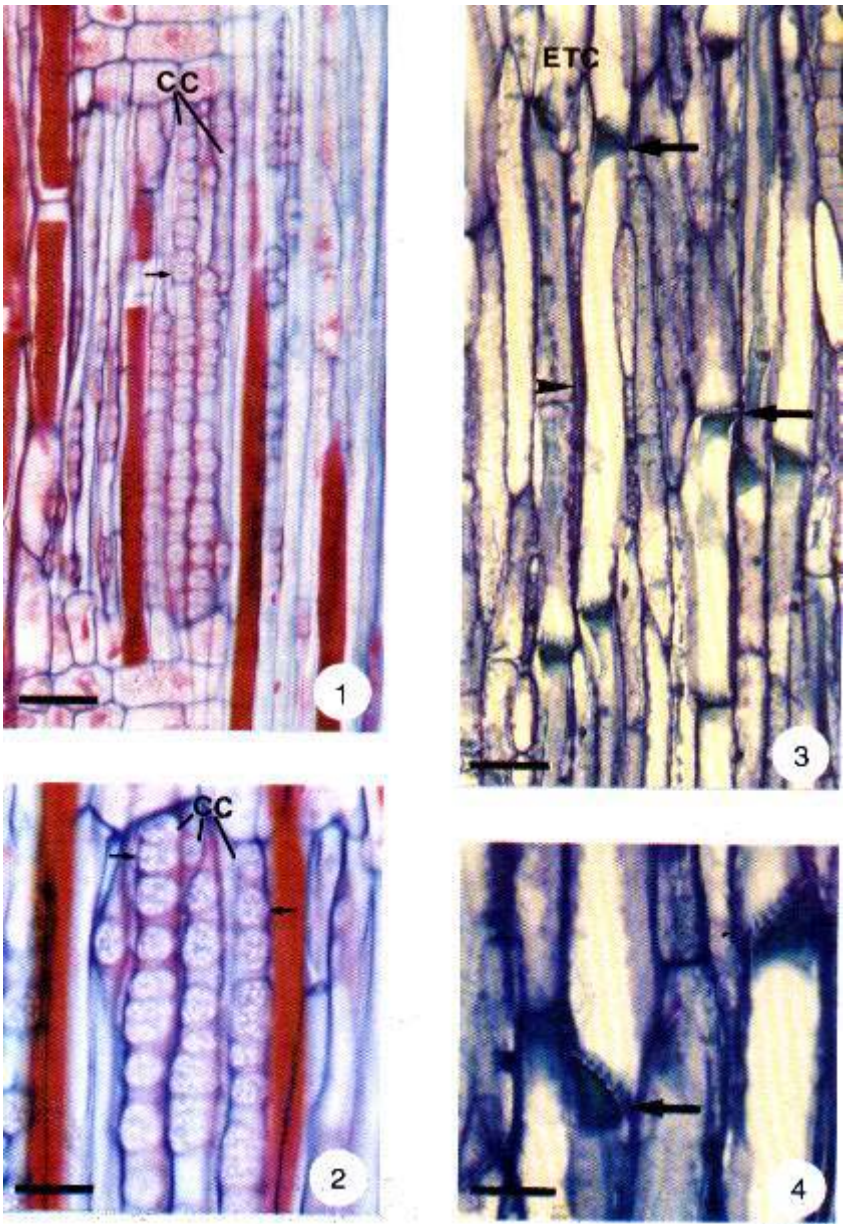
Leitura Complementar

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977.

FAHN, A. **Plant anatomy.** 4. ed. Oxford: Pergamon Press, 1990.

DUNFORD, S. Translocation in the phloem. In: TAIZ, L.; ZEIGER, E. (Ed.). **Plant physiology. 2. ed.** Massachusetts: Sinauer Associates, 1998.

EVERT, R.F Phloem of the dicotyledons. In: BEHNKE, H.D.; SJOLUND, R.D. (Ed.). **Sieve elements:** comparative structure, induction and development. Berlin: Springer-Verlag, 1990.



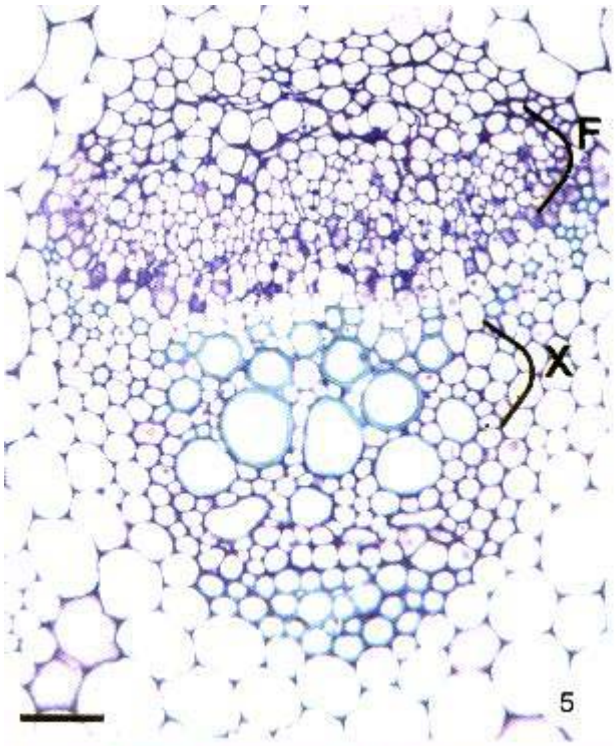
Figuras 6.1 e 6.2 – Seção longitudinal radial do caule de *Pinus*. 6.1 - Células crivadas (CC) mostrando áreas crivadas (seta) proeminentes nas parede laterais. Barra = 110 μm. 6.2 - Detalhe de células crivadas. Barra = 50 μm.

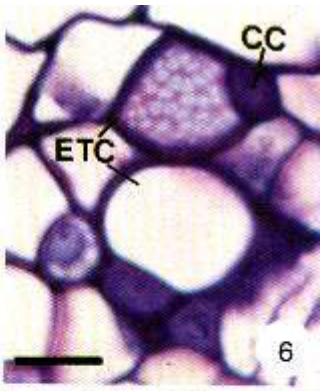
Figuras 6.3 e 6.4 – Seções longitudinais tangenciais do floema de *Banisteriopsis oxyclada*. (Malpighiaceae). 6.3 - Elementos de tubo crivado (ETC) com placas crivadas transversais a levemente inclinadas (setas). As células mais estreitas e de conteúdo denso são células companheiras (ponta de seta). Barra =110 um. 6.4 -Detalhe das placas crivadas (seta) com poros visíveis; na porção inferior das placas crivadas vêem-se acúmulos de material, os chamados tampões de proteína R Barra = 50 μm.

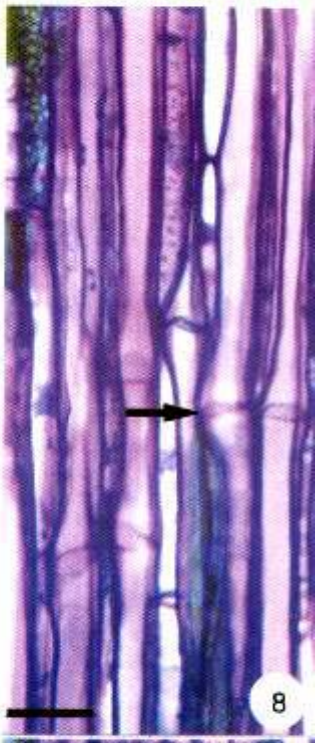
Figuras 6.5 e 6.6 – Seções transversais do caule de erva-doce *(Pimpinella)*. 6.5 - Feixe colateral com xilema (X) e floema (F). No floema, as células maiores e de contorno irregular são os elementos de tubo crivado, e as células menores e mais densas, células companheiras. Barra = 100 um. 6.6 - Elemento de tubo crivado (ETC) com placa crivada simples e células companheiras (CC) densas e com núcleo conspícuo. Barra = 40 μm.

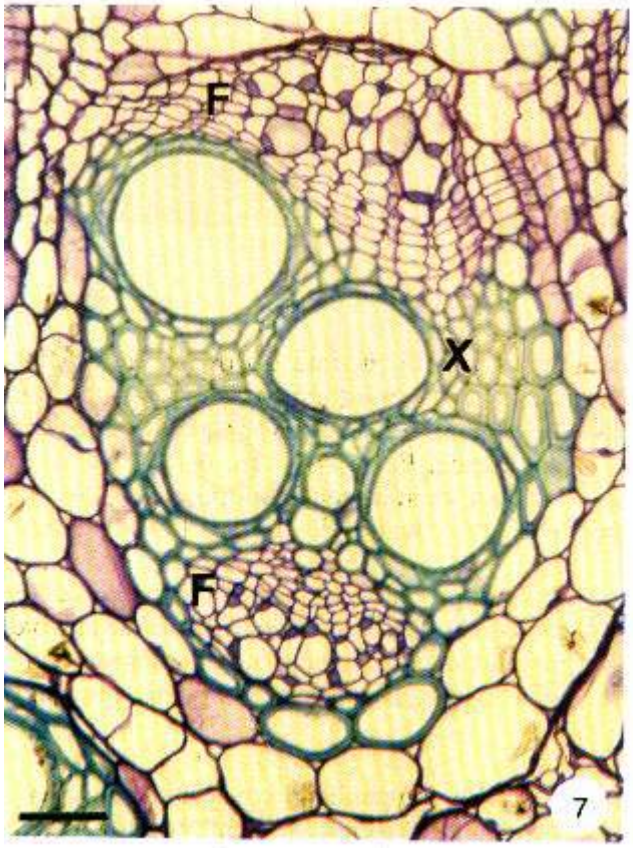
Figura 6.7 – Seção transversal do caule de aboboreira (*Cucurbita*), observando-se floema (F) em ambos os lados do xilema (X). Barra = 50 μm.

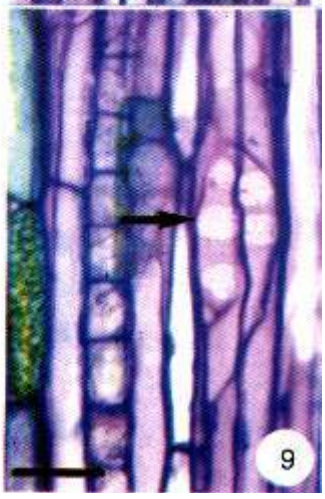
Figuras 6.8 e 6.9 – Seções longitudinais do floema de benjoeiro-do-campo *(Styrax camporum*). 6.8 - Raiz. Os elementos de tubo crivado têm placas crivadas transversais simples (seta). Barra = 50 μm. 6.9 - Caule. Placas crivadas inclinadas compostas (seta). Barra = 50 μm.


F
X
5


CC
ETC
6


8


F
X
F
7


9

Figuras 6.10 e 6.11 - 6.10 – Seção transversal do floema do ovário de *Zeyheria digitalis* (Bignoniaceae) mostrando um elemento de tubo crivado (ETC) relativamente grande circundado por quatro células companheiras (CC). N = núcleo. Barra = l um. 6.11 - Detalhe mostrando plasmodesmos (ponta de seta) conectando célula companheira e elemento de tubo crivado. N = núcleo. Barra = 0,5 μm.

Figura 6.12 – Seção transversal de uma nervura terminal da folha de *Physalis angulata* (Solanaceae) mostrando floema com dois elementos de tubo crivado (ETC), relativamente pequenos, circundados por células companheiras (CC) bem maiores e densas, além de células parenquimáticas (CP). A bainha do feixe (BF) mostra cloroplastos com grãos de amido. Barra = 4 μm.

Figura 6.13 – Parte do floema mostrando célula companheira conectada ao elemento *de* tubo crivado por plasmodesmos ramificados (setas). M = mitocôndria. Barra = 0,5 μm.

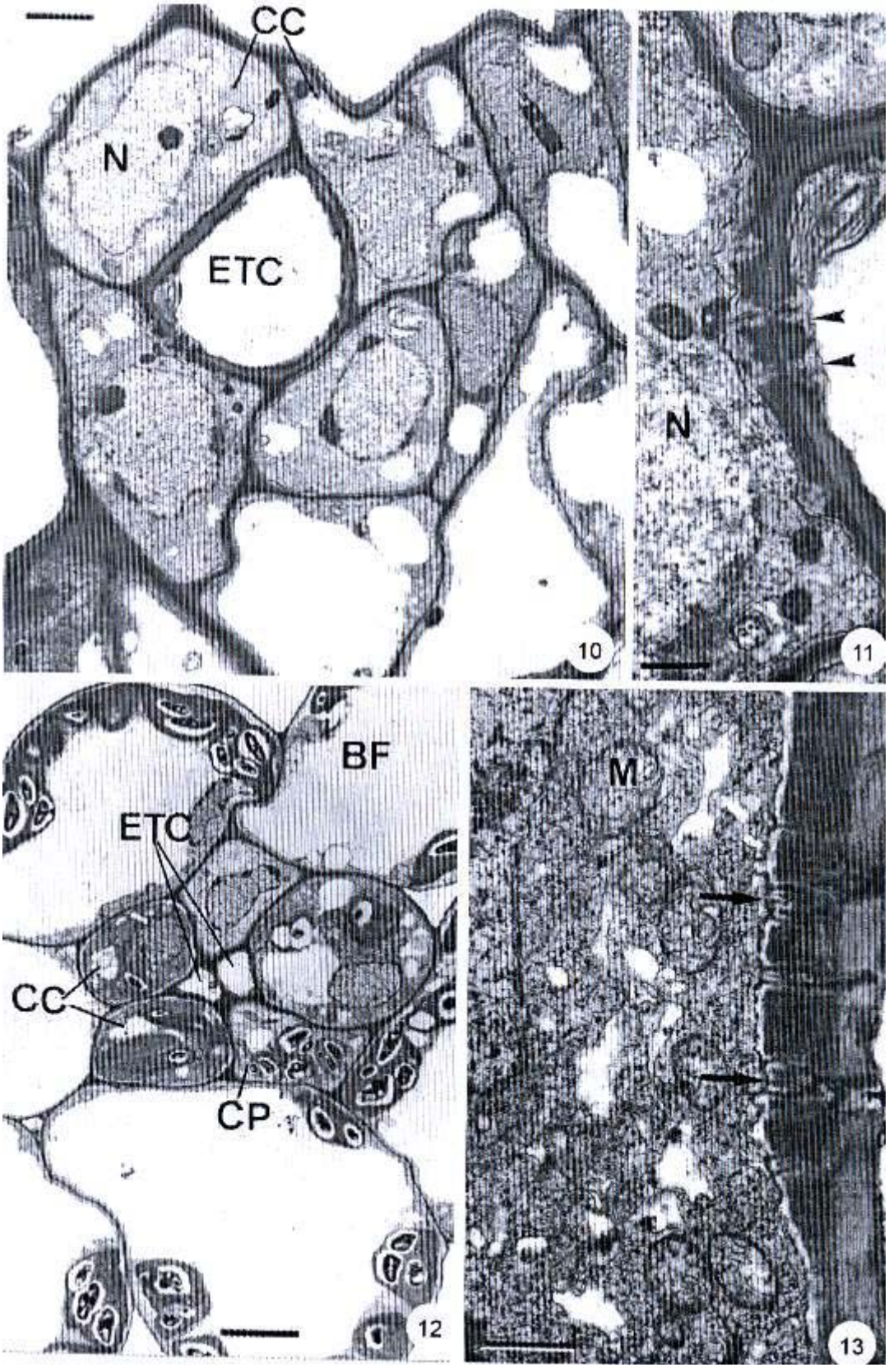

CC
N
ETC
10
N
11
BF
ETC
CC
CP
12
M
13

Figura 6.14 – Seção transversal da folha de *Xyris tortilis* mostrando elementos de tubo crivado com paredes nacaradas. CC = célula companheira; CP = célula parenquimática; ETC = elemento de tubo crivado. Barra = l μm.

Figura 6.15 – Detalhe mostrando elemento de tubo crivado com parede nacarada e plastídios (P) do tipo P com inclusões protéicas cuneiformes. Barra = 0,5 μm.

Figura 6.16 – Elemento de tubo crivado do floema foliar de *Xyris longiscapa* com parede espessada e proteína P de aspecto granular dispersa. P = plastídio; M = mitocôndria. Barra = 0,5 μm.

Figura 6.17 – Parte de um elemento de tubo crivado de X. *longiscapa* mostrando plastídio tipo P com inclusões de proteína fibrilares e cristalinas. Barra = 2 μm.

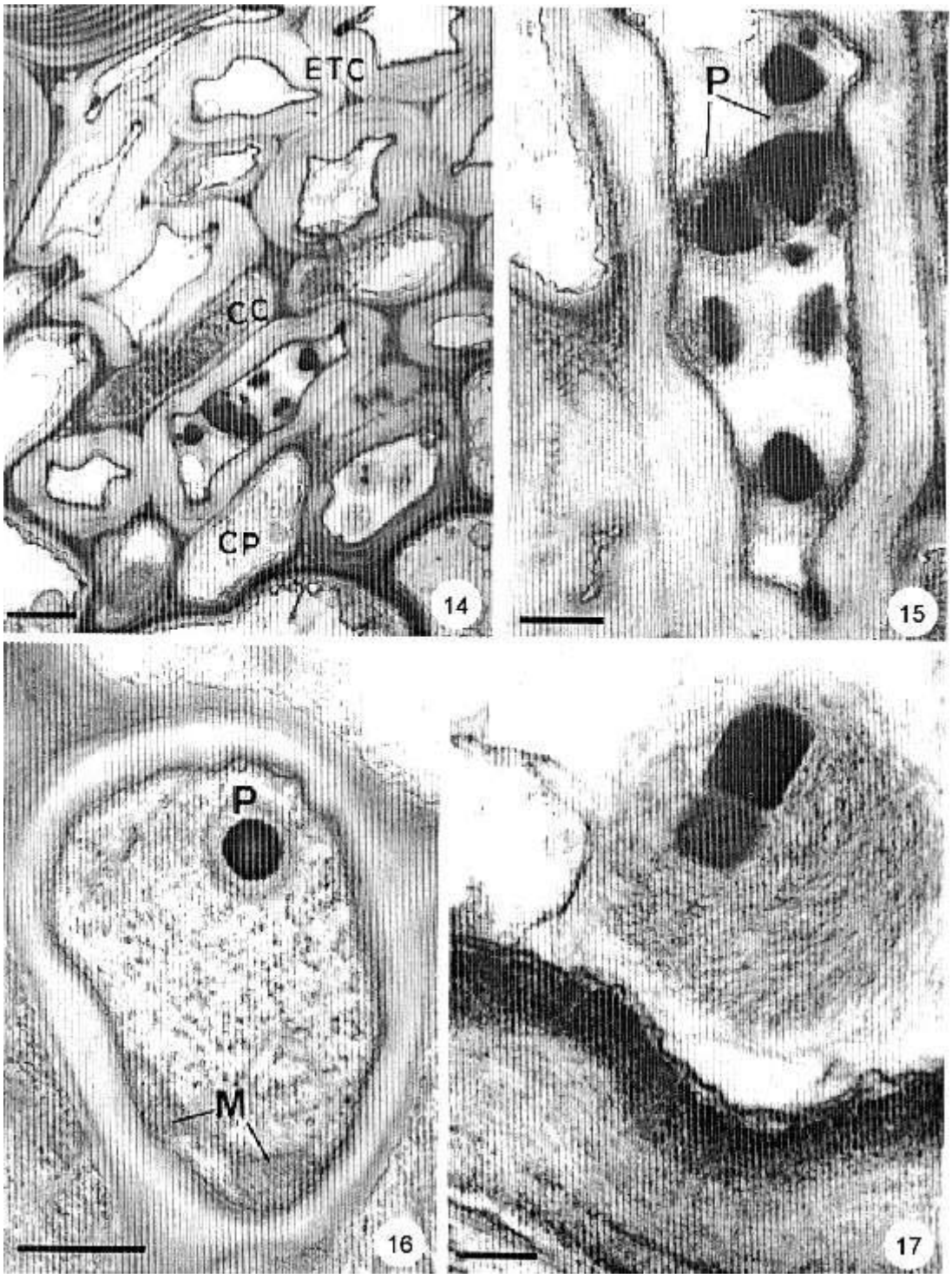
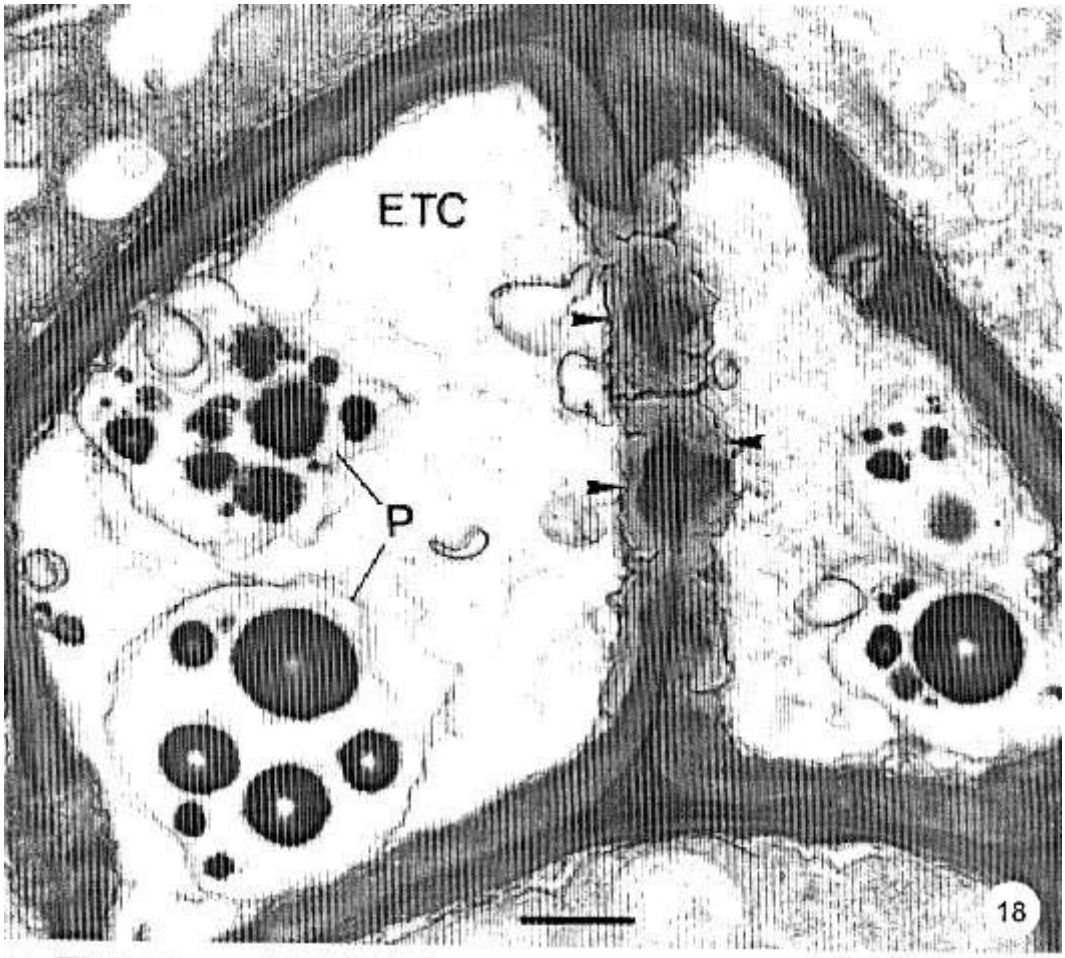
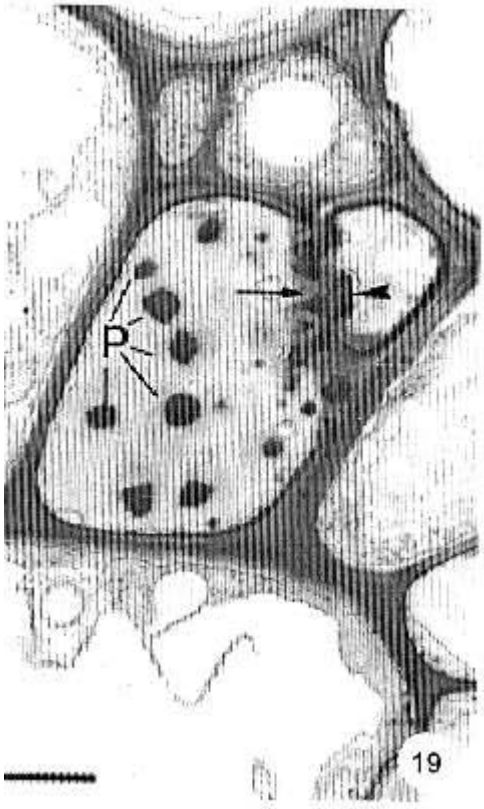

ETC
CC
CP
14
P
15
P
M
16
17

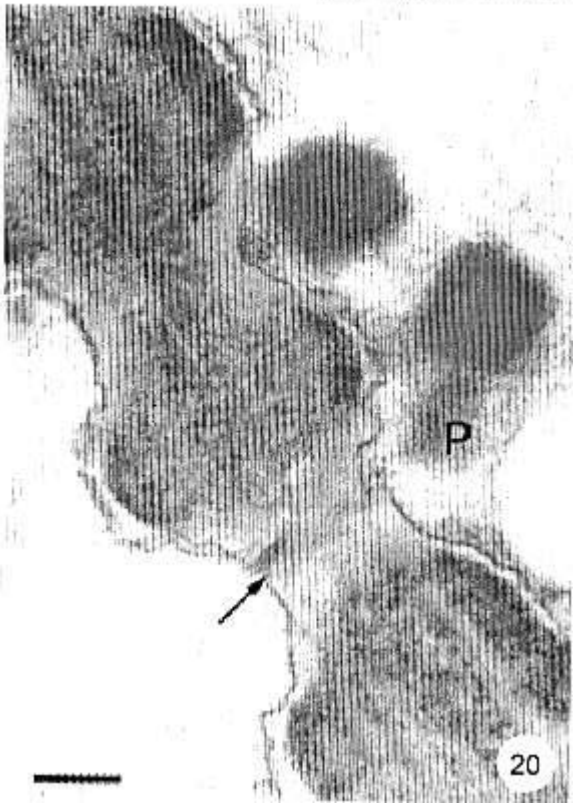
Figura 6.18 – Calose (pontas de setas) na área crivada entre dois elementos de tubo crivado (ETC). Plastídios (P) tipo S com amido. Barra = 0,5 μm.

Figura 6.19 – Calose (seta) e proteína (ponta de seta) na área crivada. Num dos elementos de tubo crivado ocorrem numerosos plastídios (P) com inclusões cuneiformes. Barra = l μm.

Figura 6.20 – Detalhe de área crivada obstruída por calose (seta) e proteína (P). Barra = 2 μm.


ETC
P
18


P
19


P
20

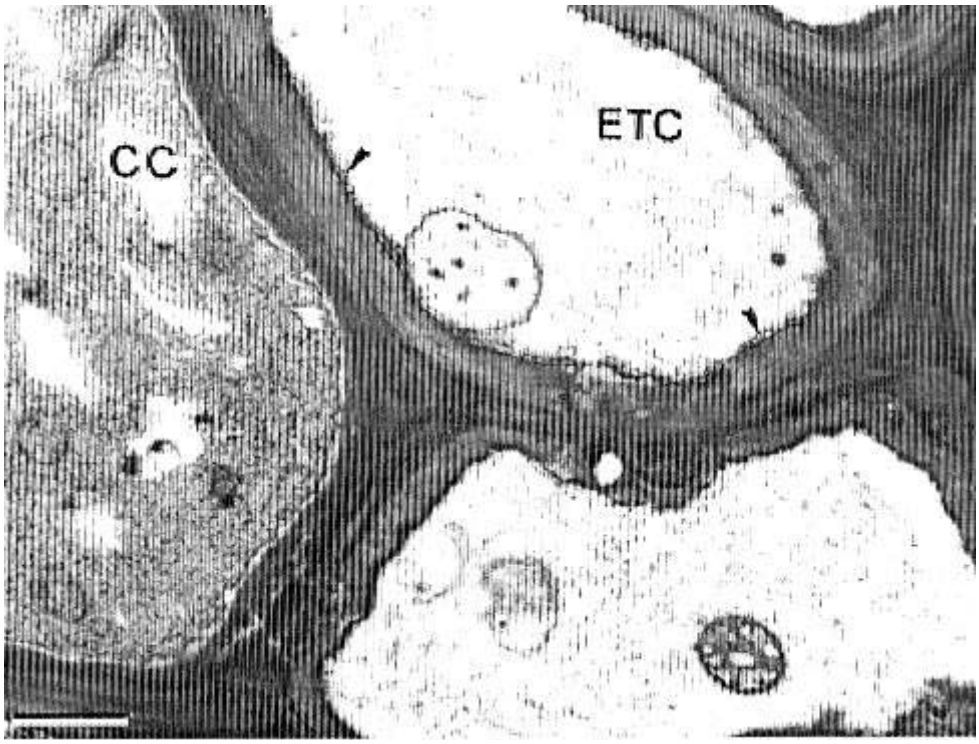


Figura 6.21 - Parte de dois elementos de tubo crivado (ETC), observando-se retículo endoplasmático (ponta de seta) adjacente à parede e filamentos de proteína P dispersos. CC = célula companheira. Barra = 0,5 μm.

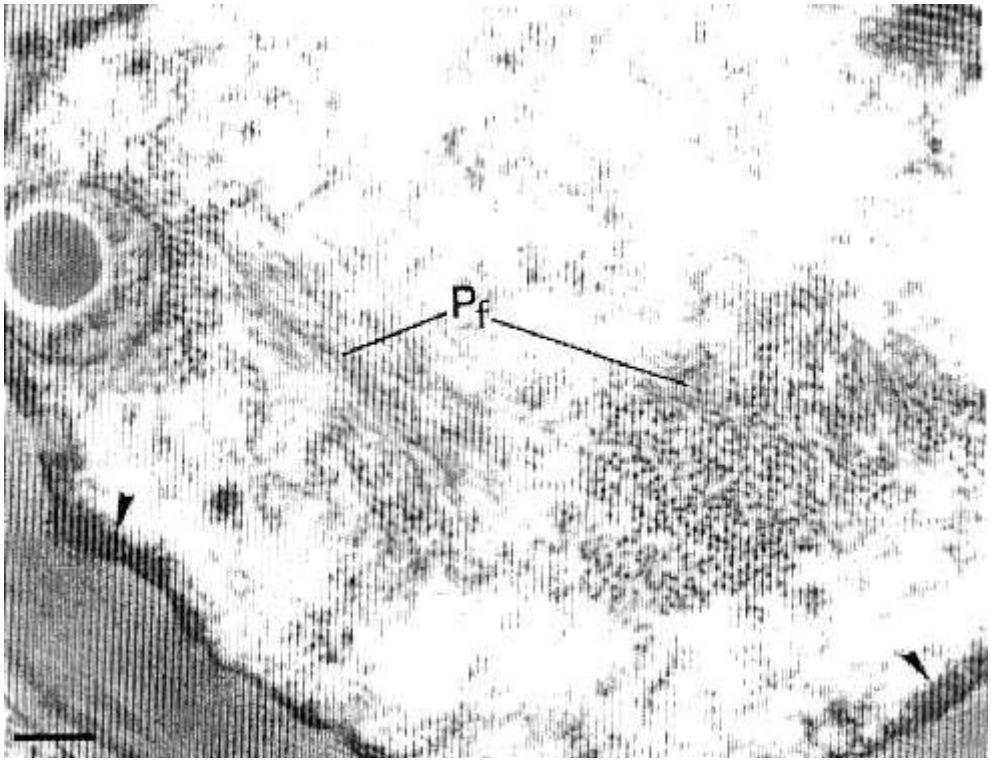


Figura 6.22 – Proteína P na forma de grumos (ponta de seta) adjacentes à parede do elemento de tubo crivado e como filamentos (Pf) dispersos. Barra = 2 μm.

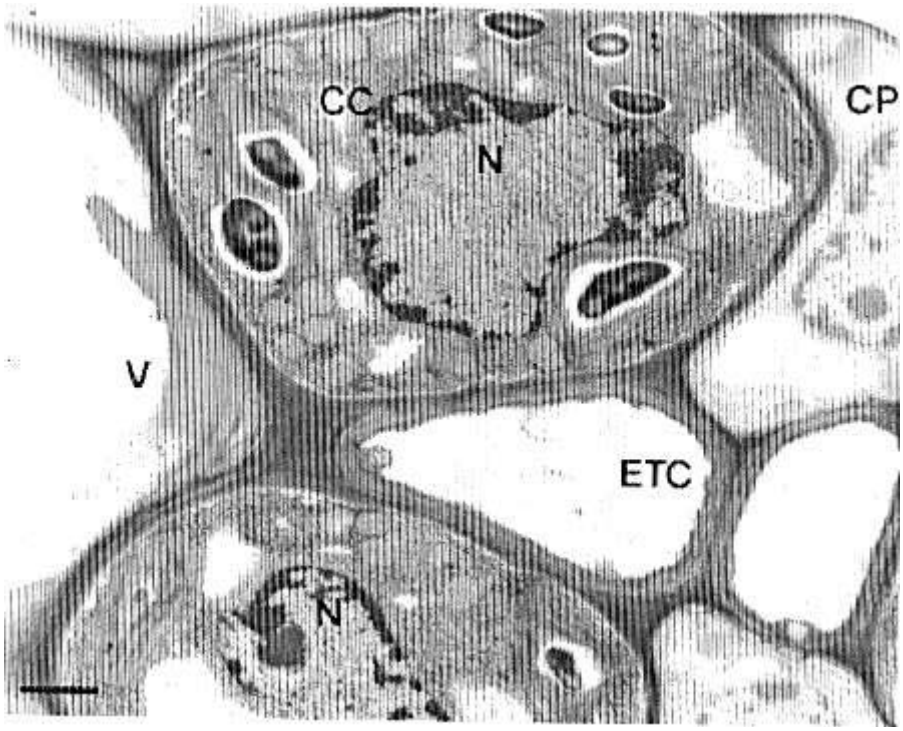


Figura 6.23 – Seção transversal de uma nervura secundária da folha de *Physalis angulata* (Solanaceae) mostrando elemento de vaso (V), dois elementos de tubo crivado (ETC), células companheiras (CC) e células de parênquima (CP). As células companheiras mostram citoplasma mais denso com numerosas mitocôndrias, amiloplastos e núcleo (N) conspícuo. Barra = l μm.

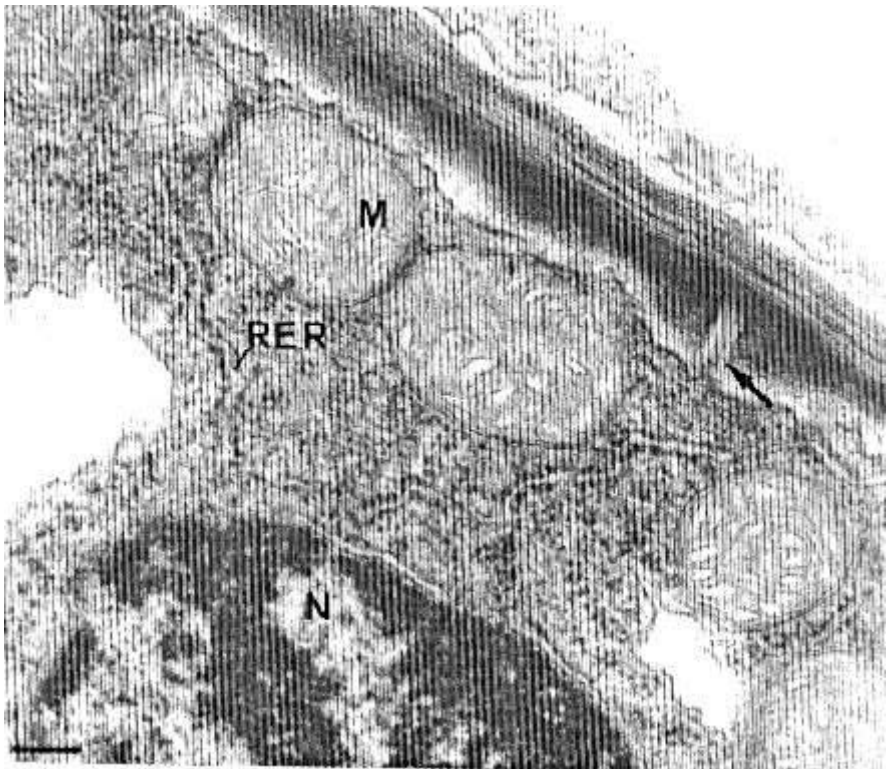
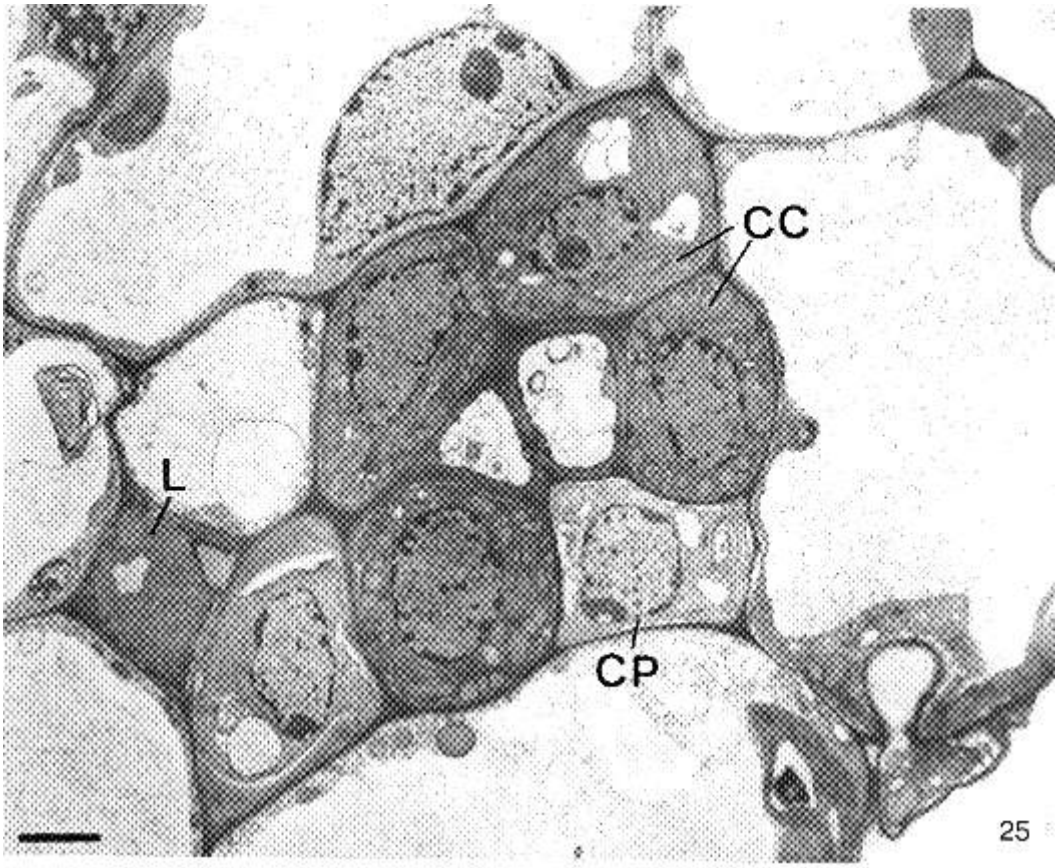


Figura. 6.24 – Parte de uma célula companheira mostrando abundância de ribossomos livres, mitocôndrias (M) com cristas desenvolvidas, retículo endoplasmático rugoso (RER) e núcleo (N) com cromatina condensada. A seta indica plasmodesmo. Barra = 2 μ rn.

Figura 6.25 – Seção transversal de uma nervura terminal da folha de *Polymnia sonchifolia* (Asteraceae). No floema, são visíveis dois elementos de tubo crivado circundados por quatro células companheiras (CC) e uma célula parenquimática (CP). As células companheiras têm conteúdo denso, núcleo conspícuo e paredes com projeções labirínticas. A célula parenquimática, de núcleo também conspícuo, tem o citoplasma menos denso e paredes lisas. Adjacente ao floema, encontra-se um laticífero (L). Barra = 2 μm.

Figura 6.26 – Parte de duas células companheiras mostrando as projeções labirínticas da *parede* (setas), mitocôndrias (M), plastídio (P), dictiossomos (D) hiperativos e núcleo (N) conspícuo. Barra = 0,5 μm.


CC
L
CP
25

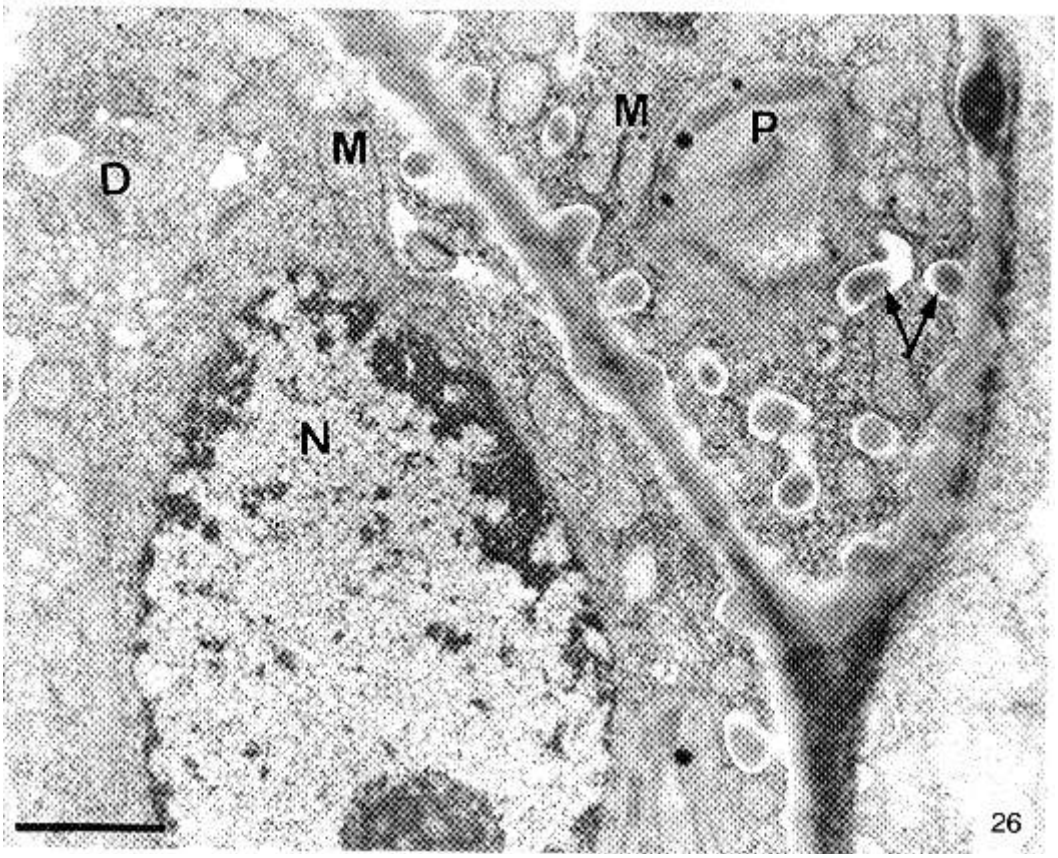
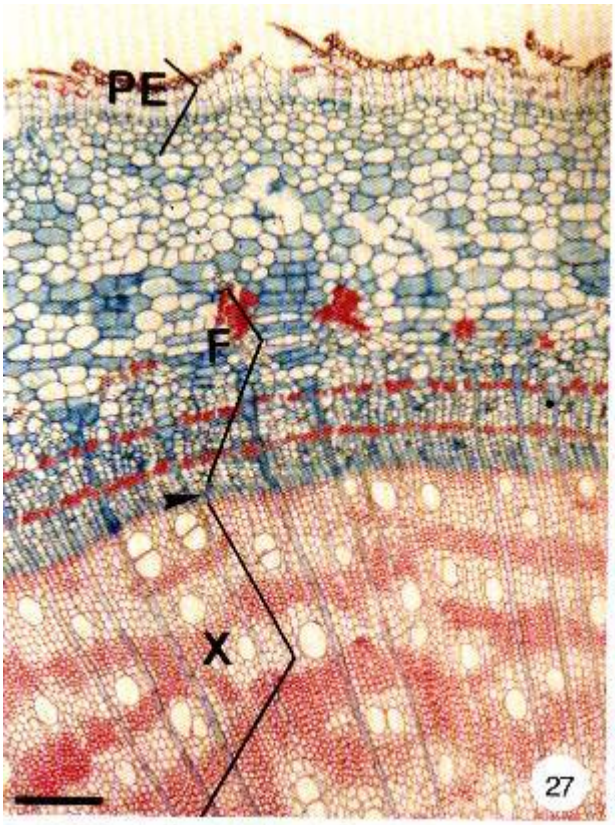
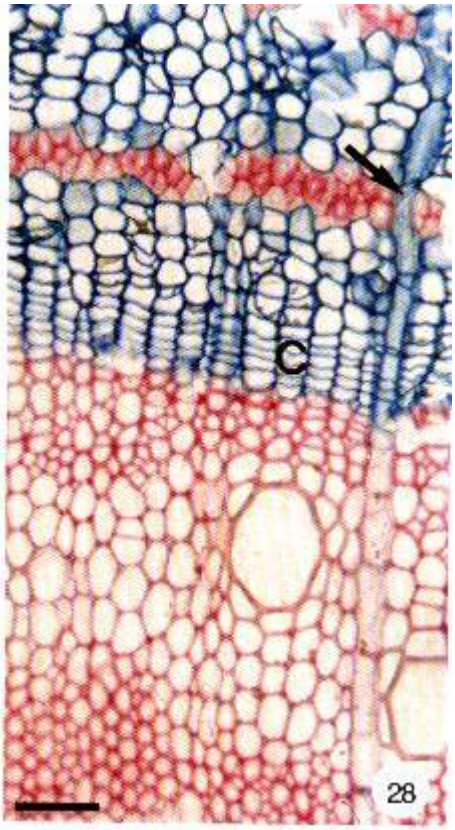
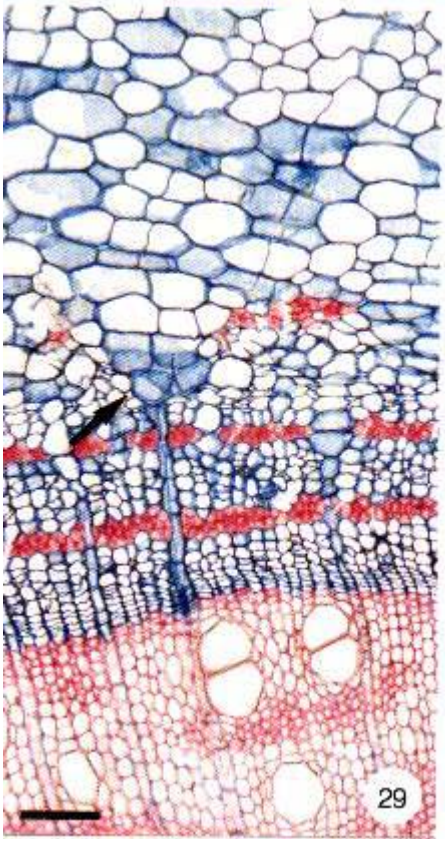
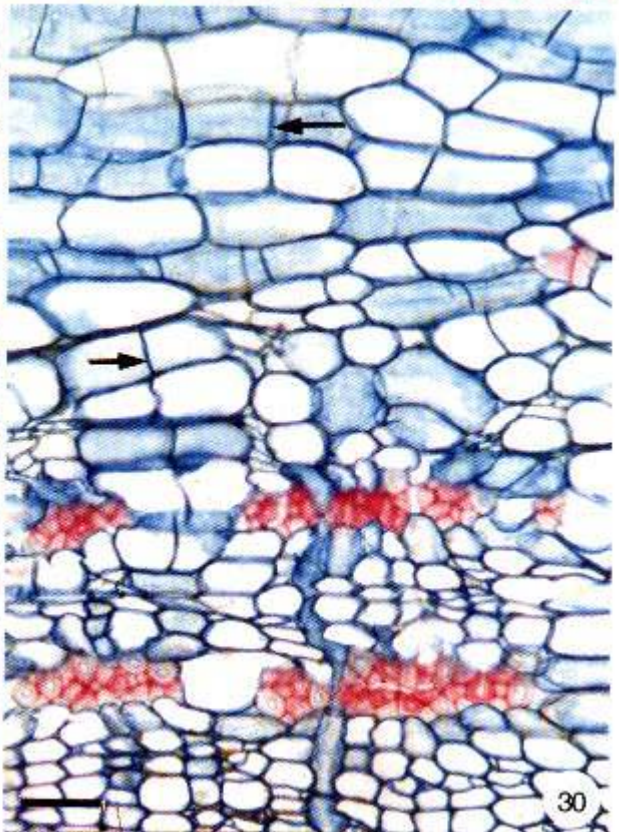

D
M
M
P
V
N
26

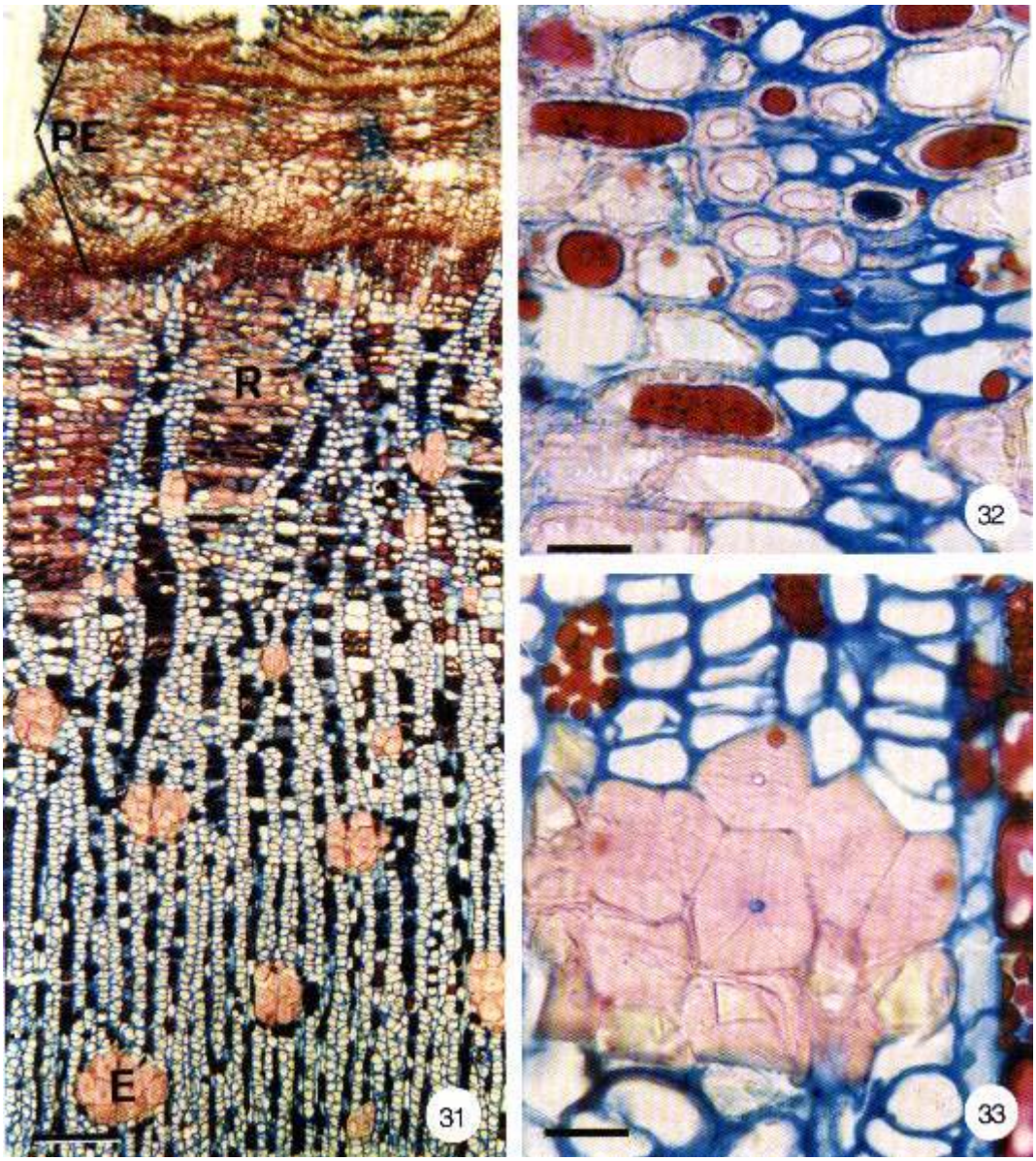
Figura 6.27 a 6.30 – Seção transversal do caule de *Parmentiera* (Bignoniaceae). 6.27. Aspecto geral do caule mostrando periderme (PE), floema secundário (F), faixa cambial (ponta de seta) e xilema secundário (X). No floema condutor, próximo da faixa cambial, ocorrem faixas tangenciais de fibras. Barra = 120 μm. 6.28 - No floema funcional, raios unisseriados (seta) interrompem as faixas de fibras. Faixa cambial (C). Barra = 50 μm. 6.29 - Na porção mais externa do floema secundário, os raios mostram-se dilatados (seta). Barra = 100 μm. 6.30 - Parte mais externa do floema secundário mostrando elementos celulares colapsados e células parenquimáticas com divisões no plano anticlinal (setas). Barra = 25 μm.


PE
F
X
27


C
28


29


30



Figuras 6.31 a 6.33 - Seções transversais da casca de *Styrax ferrugineus*. 6.31 - Na porção mais externa da casca, diversas peridermes (PE) podem ser vistas. No floema ocorrem grupos dispersos de esclereídes (E). Na porção mais externa, os raios (R) estão dilatados. Barra = 120 μm. 6.32 - Parte de um raio dilatado contendo células em processo de esclerificação; algumas destas células estão preenchidas por conteúdo denso. Barra = 50 μm. 6.33 - Grupo de esclereídes parcialmente circundado por cristais prismáticos. Barra = 40 μm.

Capítulo 7

Células e Tecidos Secretores

Marília de Moraes Castro[1]
Silvia Rodrigues Machado[2]

Para os vegetais, a secreção compreende os complexos processos de formação (podendo incluir a síntese) e de isolamento de substâncias específicas em compartimentos do protoplasto da célula secretora e posterior liberação para espaços extracelulares no interior dos órgãos ou para a superfície externa do vegetal; processos de reabsorção de materiais secretados também já foram registrados para plantas.

As células secretoras podem estar individualizadas constituindo os idioblastos (Figs. 7.1, 7.12, 7.13, 7.16, 7.20, 7.22 e 7.27) ou ser encontradas compondo estruturas multicelulares - de formas variadas – tricomas (Figs. 7.6 a 7.8, 7.17, 7.23, 7. 24, 7.34 a 7.36 e 7.49 a 7.54), emergências (Figs. 7.9 e 7.10), cavidades ou bolsas (Figs. 7.16, 7.20 a 7.22) e duetos ou canais (Figs. 7.17 a 7.19, 7.24 a 7.26 e 7.42 a 7.48). De uma forma geral, todos esses tipos morfológicos são designados por estruturas secretoras ou glândulas (Figs. 7.1 a 7.54). Particularmente no caso das cavidades e dos duetos, as células secretoras liberam o material secretado em um espaço interno - o lume (L) (Figs. 7.16, 7.18, 7.19, 7.22, 7.25, 7.26 e 7.42 a 7.48) - que é isodiamétrico nas cavidades e alongado em um único plano nos duetos; nestas estruturas, as células secretoras que delimitam o lume são designadas células epiteliais.

O material secretado (exsudato) possui composição química variável e complexa, podendo ser citados como exemplo água, soluções salinas, néctar, mucilagem e, ou, goma, proteínas (incluindo enzimas proteolíticas), óleos, resinas, óleo-resinas, goma-resinas, látices etc. Neste conceito mais restrito de secreção, estão excluídas as substâncias que são armazenadas para posterior remobilização e utilização como fonte de energia no metabolismo primário (amido, corpos protéicos, óleos e ácidos graxos, por exemplo). Dificilmente se

[1] Departamento de Botânica, IB, UNICAMP Cx. Postal 6109. 13083-970 Campinas, SP
[2] Departamento de Botânica, IB, UNESP Cx. Postal 510. 18618-000 Botucatu, SP

consegue traçar uma distinção rígida quanto à natureza do material secretado, porque as secreções são, de modo geral, complexas, sendo o exsudato constituído por numerosos compostos; apesar de haver mistura (como é o caso da goma-resina), há predominância de um composto ou grupo de compostos, o que sugere especificidade na atividade das células secretoras. Estas células podem secretar substâncias de natureza predominantemente hidrofílica, como, por exemplo, soluções salinas, néctar, mucilagem e, ou, goma; ou substâncias de natureza predominantemente lipofílica, como, por exemplo, terpenos, agliconas flavonoídicas, ceras etc.

Há diferentes maneiras de o material secretado ser liberado do protoplasto da célula secretora. Quando o material é eliminado em decorrência da desintegração da célula, a secreção é holócrina e, quando o protoplasto desta célula permanece intacto, merócrina. Neste caso, o material a ser secretado pode atravessar a plasmalema - secreção écrina -por processo ativo ou pela presença de gradiente de concentração; vesículas podem ser formadas quando o material é envolto por membrana - secreção granulócrina - que se funde com a plasmalema ou é por ela envolta, sendo liberado da célula secretora por processo de exocitose.

Quanto ao destino do exsudato, ele pode ser acumulado – secreção endotrópica -em espaços intercelulares ou ser liberado – secreção exotrópica - para fora do corpo do vegetal por mecanismos diversos, incluindo rompimento da cutícula, através de microporos presentes nesta, que permanece íntegra, ou, ainda, via estômatos modificados.

Estruturalmente, a célula secretora pode ser genericamente caracterizada por: possuir paredes primárias delgadas, ter uma razão núcleo/citoplasma alta e apresentar citoplasma com aspecto variável - desde hialino até denso - e com numerosos vacúolos pequenos; estas particularidades evidenciam um protoplasto ativo, refletindo o dinamismo característico de uma célula diferenciada para secretar. Determinadas características ultra-estruturais já foram registradas para as células secretoras, como presença de protuberâncias da parede celular para o interior do lume da célula (projeções labirínticas), acompanhadas do equivalente aumento de superfície da membrana celular, favorecendo a translocação de materiais a curta distância; plasmodesmos em grande número permitindo o transporte de materiais via simplasto; mitocôndrias com cristas bem desenvolvidas em grande quantidade, garantindo o suprimento energético necessário para a realização dos processos metabólicos; e pequenas vesículas de origem diversa, mais numerosas na fase secretora de células que se caracterizam por processo de exocitose.

As investigações efetuadas nas estruturas secretoras têm evidenciado que há correlação entre o tipo de material secretado e a ultra-estrutura da célula secretora, ressaltando a inter-relação estreita entre estrutura e função celular. Procedimentos metodológicos específicos devem ser empregados no preparo do material botânico em estudos desta natureza. De modo geral, as amostras são fixadas em glutaraldeído, pós-fixadas em tetróxido de ósmio e os cortes ultrafinos contrastados com acetato de uranila e citrato de chumbo.

As células que secretam material de natureza predominantemente hidrofílica apresentam proliferação de retículo endoplasmático e de estruturas vesiculares (microvesículas), dictiossomos ativos e mitocôndrias em grande número na fase secretora. Como exemplo, menciona-se a epiderme secretora no epicótilo de *Schizolobium parahyba* (Figs. 7.28 a 7.33). As células epidérmicas são altas, dispostas em paliçada, e possuem núcleo esférico de posição central, citoplasma abundante e vacúolos situados preferencialmente em seu pólo distai (Figs. 7.28 e 7.29). No pólo proximal (Figs. 7.30 a 7.32), o citoplasma destas células apresenta abundância em ribossomos e em mitocôndrias (Fig. 7.30), dictiossomos (Figs. 7.30 e 7.31), amiloplastos com inclusões osmiofílicas (Figs. 7.30 e 7.32) e retículo endoplasmático liso

proliferado (Figs. 7.32 e 7.33); plasmodesmos ramificados ocorrem em suas paredes anticlinais (Fig. 7.31).

As células que secretam material de natureza predominantemente lipofílica apresentam retículo endoplasmático (liso tubular ou rugoso) bem desenvolvido e plastídios característicos (leucoplastos); outros compartimentos também são sugeridos como possíveis locais de biossíntese e de transporte de material lipofílico: mitocôndrias, dictiossomos, citoplasma fundamental e, até mesmo, a membrana nuclear. Como exemplo, mencionam-se as células secretoras das glândulas no pecíolo de *Citharexylum myrianthum* (Figs 7.34 a 7.41), as células epiteliais do canal secretor no caule de *Lithraea molleoides* (Figs. 7.42 a 7.48) e as células secretoras dos tricomas glandulares no gineceu de *Zeyheria digitalis* (Figs. 7.49 a 7.54).

As folhas de *Citharexylum myrianthum* são recobertas, em ambas as faces, por tricomas tectores e glandulares (Figs. 7.34 a 7.36) e a glândula lipofílica (Fig. 7.37) situa-se na porção distai do pecíolo. Esta glândula é côncava, sendo circundada por bordo elevado (Fig. 7.37); em seção transversal, é possível distinguir morfologicamente três regiões: apical, intermediária e basal (Figs. 7.38 e 7.39). As células secretoras constituem a região apical e revestem a cavidade central; estas células são colunares (dispostas em paliçada), possuem citoplasma denso e o seu núcleo ocupa posição central (Figs. 7.38 e 7.39). Na fase secretora (Figs. 7.40 e 7.41), o seu citoplasma apresenta plastídios com inclusões fortemente osmiofílicas e mitocôndrias em grande número (Fig. 7.40); gotas de lipídio ocorrem livres no citoplasma ou são incorporadas aos vacúolos (Fig. 7.41).

Em *Lithraea molleoides,* as células epiteliais liberam material osmiofílico para o lume do canal (Figs. 7.42 a 7.44, 7.47 e 7.48). Estas células encontram-se em diferentes estádios de atividade secretora; em um mesmo epitélio, células degeneradas são observadas ao lado de células íntegras em intensa atividade secretora (Figs. 7.43 e 7.44). O citoplasma destas células, na porção distai (Figs. 7.45 a 7.48), apresenta retículo endoplasmático liso desenvolvido (Fig. 7.45), plastídios em grande número (Fig. 7.44) circundados por cisternas de retículo endoplasmático (alguns em processo de divisão, Fig. 7.45), dictiossomos hiperativos (Fig. 7.46), proliferação de vesículas e material osmiofílico no espaço periplasmático (Fig. 7.45 - seta), aderido à superfície da parede celular e livre no lume do canal (Figs. 7.47 e 7.48 - seta).

Os tricomas glandulares do gineceu de *Zeyheria digitalis* têm uma célula basal, uma célula do pedúnculo e uma cabeça secretora constituída por camada única de oito células claviformes que possuem núcleo esférico, de posição central, citoplasma denso abundante e vacuoma pouco desenvolvido (Figs. 7.49 e 7.50). As substâncias secretadas por estas células são acumuladas no espaço subcuticular, onde se observa material eletrondenso entremeado com material floculado (Figs. 7.49 e 7.51). O citoplasma das células secretoras apresenta retículo endoplasmático liso proliferado (Fig. 7.52), material floculado no vacúolo, um grande número de mitocôndrias (Fig. 7.50) e de plastídios modificados (com sistema de túbulos/vesículas e inclusões osmiofílicas), estes preferencialmente situados no pólo proximal da célula (Figs. 7.50 a 7.52). A célula do pedúnculo também participa do processo secretor (Figs. 7.53 e 7.54); ela possui núcleo ligeiramente lobado, citoplasma abundante e plastídios com inclusões osmiofílicas (Figs. 7.53 e 7.54).

Vários tipos de classificação das estruturas secretoras foram propostos, levando-se em consideração a posição que as estruturas ocupam no corpo do vegetal (Esau, 1965, 1977; Cutter, 1978), a natureza química da substância secretada (Lüttge, 1971) ou, ainda, o trabalho celular envolvido no processo secretor (Fahn, 1979).

Fahn subdivide as estruturas secretoras em dois grupos principais:

- Estruturas que secretam substâncias não ou pouco modificadas, que são supridas direta ou indiretamente pelo sistema vascular: hidatódios, glândulas de sal e nectários.

- Tecidos secretores que sintetizam as substâncias secretadas: tecidos secretores de mucilagem, glândulas de plantas carnívoras, células de mirosina, tecidos secretores de substâncias lipofílicas e laticíferos.

Alguns destes tipos de estruturas secretoras serão considerados a seguir.

Hidatódios

Estruturas encontradas nas ornamentações (dentes, crenas etc.) das margens das folhas que secretam, por processo ativo (gutação), um líquido de composição variável desde água pura até soluções diluídas de solutos orgânicos e inorgânicos na forma de íons (NH_4^+, K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, PO_4^{3-}, Cl^-, NO_3^-). A gutação ocorre em condições especiais, quando a capacidade de campo é máxima *e* a umidade relativa elevada. A fonte do exsudato é proveniente do xilema, representado por traqueídes terminais dos feixes vasculares. Os hidatódios (Figs. 7.1 e 7.27) são caracterizados pela presença de: bainha do feixe aberta; elementos de condução exclusivamente xilemáticos; epitema – um parênquima cujas células possuem paredes finas, com ou sem projeções labirínticas, geralmente destituídas de cloroplastídios - e poros aquíferos semelhantes a estômatos modificados com câmaras aquíferas. As traqueídes terminais liberam a solução nos proeminentes espaços intercelulares do epitema; neste sítio ocorre captação seletiva de íons quando estiverem presentes as células com paredes labirínticas (células de transferência), possibilitando a nutrição mineral das folhas. O exsudato é liberado para fora da planta através de poros aquíferos (Figs. 7.1 e 7.27 - seta). Exemplo: hidatódios encontrados na face superior das folhas de *Crassula* sp. (Figs. 7.1 e 7.27).

Nectários

Estruturas secretoras de néctar são geralmente encontradas em várias partes do corpo vegetativo e reprodutivo das plantas. Os componentes principais do néctar são sacarose, glicose e frutose; outros mono (galactose), di (maltose e melobiose) e trissacarídeos (rafinose) também podem ser encontrados, além de íons minerais, fosfates, aminoácidos, proteínas, vitaminas, mucilagem, lipídios, ácidos orgânicos e alguns tipos de enzimas (sacarase-transglicosidase, transfrutosidase-oxidase e tirosinase). A fonte do material a ser secretado é proveniente do floema e do xilema. O néctar não é mera liberação da seiva floemática, porque esta se transforma em pré-néctar e este em néctar por ação enzimática.

Em alguns casos, o tecido nectarífero não difere dos tecidos adjacentes e apenas o néctar é detectado (nectários não-estruturados). Quando anatomicamente diferenciados, os nectários são caracterizados pela presença de elementos de condução floemáticos e xilemáticos (Figs. 7.2, *IA e* 7.5), tecido nectarífero parenquimático (Figs. 7.2 a 7.5) e tecido nectarífero epidérmico (Figs. 7.4 e 7.5). A epiderme nectarífera é constituída por células de formato retangular ou em paliçada (Figs. 7.4 e 7.5), sem tricomas (Figs. 7.2 a 7.5) ou com tricomas uni ou multicelulares. Abaixo da epiderme nectarífera, o parênquima especializado - nectarífero - é constituído por células pequenas, de paredes finas e protoplasto denso (Figs. 7.2 a 7.5). As terminações vasculares liberam as seivas

floemática e xilemática no parênquima nectarífero; a seiva floemática é translocada através do parênquima nectarífero, célula a célula, via simplasto e modificada de pré-néctar a néctar no protoplasto das células nectaríferas. O néctar pode ser liberado de diferentes maneiras: diretamente das células nectaríferas para o exterior por meio de estômatos modificados (Fig. 7.3 – seta); por exocitose, do protoplasto das células nectaríferas para o espaço periplasmático, atravessando a parede celular, sendo acumulado temporariamente no espaço subcuticular e liberado para o exterior; por microporos; ou por rompimento da cutícula. Estudos auto-radiográficos revelaram que as células nectaríferas são capazes de reabsorver o néctar não coletado pêlos visitantes.

Quanto à posição, o nectário é classificado em extrafloral (NEF) e floral (NF). Os NEFs são encontrados no caule; nas folhas (pecíolo, estipulas e lâmina foliar), inclusive as cotiledonares; no pedicelo de flores e frutos; no eixo das inflorescências; e nas brácteas e bractéolas, isto é, nas partes vegetativas e reprodutivas das plantas, excetuando-se a flor. Um exemplo é o NEF do ciátio de *Euphorbia milii* (Figs. 7.4 e 7.5). Os NFs estão restritos à flor: nas partes externas e internas do cálice e da corola; no anel ou disco entre os estames e a base do ovário, como em *Coffea arábica* (Fig. 7.2) e *Forsteronia velloziana* (Fig. 7.3); nos septos do ovário etc.

Quanto à função, o nectário classifica-se em nupcial (MN) e extranupcial (NEN). No caso dos NNs, o néctar é um recurso procurado por determinados agentes polinizadores e, no caso dos NENs, por insetos, especialmente formigas agressivas que "protegem" a planta contra a ação de herbívoros predadores, estabelecendo uma relação mutualística planta - inseto. Não há, necessariamente, correlação entre a posição ocupada pêlos nectários e a função por eles exercida. Em *Acacia terminalis,* por exemplo, os nectários são extraflorais e nupciais, pois eles estão presentes no pecíolo das folhas e são visitados por pássaros, que efetivamente polinizam as flores ao coletarem o néctar. O papel atribuído aos NENs não pode ser generalizado; no caso de algumas espécies xerofíticas que ocorrem em regiões desérticas, como *Ferocactus acanthodes,* as formigas coletam o néctar no período do ano em que ele é mais diluído, parecendo indicar que o recurso que está sendo procurado é a água contida no néctar e não os açúcares. Considerando em especial as plantas carnívoras, espécies de *Dionaea* e de *Nepenthes* possuem nectários como dispositivo de atração de insetos, que ficam aprisionados em suas folhas ao coletarem o néctar, e são utilizados por estas plantas como fonte de fosfato e nitrogênio.

Hidropótios

Tricomas encontrados nas superfícies submersas das folhas de mono e dicotiledôneas aquáticas de água-doce. Estão envolvidos no transporte de água e sais, sendo capazes de reter mais íons minerais (de duas até três vezes) que as demais células da epiderme. Como exemplo, menciona-se o hidropótio de espécies de *Nymphaea,* constituído por quatro células: do pé, em forma de taça, lenticular e do capuz (Fig. 7.6).

Glândulas de Sal

Tricomas presentes em folhas de plantas que ocupam ambiente salino. Tais estruturas evitam um nível nocivo de acúmulo de íons minerais nos tecidos de algumas espécies de halófitas, como em espécies de *Laguncularia* (Figs. 7.7 e 7.8), que se desenvolvem em mangue, secretando o excesso de sal na forma de soluções salinas. A fonte do material a ser secretado é a corrente transpiratória; os íons são conduzidos das células do mesofilo até as células basais dos tricomas por meio de plasmodesmos e, destas até as secretoras, via simplasto.

Soluções contendo sais minerais na forma de íons (Na^+, K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, Cl^-, SO^{2-}, NO_3^-, PO^{3-}, HCO_3^-) e de carbonatos ($CaCO_3$, $MgCO_3$) podem ser secretadas por dois tipos distintos de tricomas: as células secretoras morrem em decorrência dos níveis elevados de íons em seu vacúolo, como nas espécies de *Atriplex* (glândula holócrina), ou permanecem vivas em decorrência dos íons serem liberados do protoplasto da célula secretora por microvesículas (processo de exocitose) e da cutícula para o exterior via microporos, como em espécies de *Spartina e* de *Avicennia.*

Estruturas Que Secretam Mucilagem e, ou. Goma

Mucilagem e, ou, goma são polímeros complexos de polissacarídeos ácidos ou neutros de elevado peso molecular; não se distingue com exatidão mucilagem de goma, sendo a mucilagem mais fluida e a goma mais viscosa.

As estruturas envolvidas na secreção de mucilagem e, ou, goma são idioblastos, cavidades, duetos, superfícies epidérmicas (Fig. 7.11), parênquima, tricomas e emergências (Figs. 7.9 e 7.10). Tais estruturas estão presentes em diversos órgãos de espécies pertencentes às famílias Apocynaceae (Figs. 7.10 e 7.11), Asclepiadaceae, Bombacaceae, Cactaceae, Clusiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Rubiaceae (Fig. 7.9), Rutaceae, Sterculiaceae e Tiliaceae. As células epidérmicas da cabeça do estilete de *Prestonia coalita* secretam mucilagem, que reveste a superfície interna das anteras (Fig. 7.11), impedindo a ocorrência de autopolinização. As células epidérmicas do tegumento de certas sementes têm papel na sua dispersão e germinação, evitando o seu dessecamento e propiciando o estabelecimento do esporofito. O parênquima que produz mucilagem ocorre nas plantas suculentas, tendo papel relevante no armazenamento de água. Um dos mecanismos de captura das plantas carnívoras é caracterizado pela presença de tricomas que secretam mucilagem na superfície das folhas, imobilizando a presa e facilitando a sua captura. Tricomas e emergências são

comumente encontrados nos ápices vegetativos e florais; ambos secretam uma substância pegajosa (uma mistura de mucilagem e terpenos) que lubrifica as gemas, impedindo o seu dessecamento; estas estruturas são designadas genericamente como coléteres. Quando *os* primórdios expandem, os tricomas secam e caem, sendo, portanto, caducos; entretanto, as emergências são persistentes, permanecendo nos órgãos em que foram formadas, sejam eles vegetativos ou reprodutivos (Figs. 7.9 e 7.10). Coléteres persistentes são comumente observados em representantes das famílias Apocynaceae, como nas sépalas de *Forsteronia velloziana* (Fig. 7.10), Asclepiadaceae, Ericaceae e Rubiaceae, como nas brácteas florais de *Coffea arabica* (Fig. 7.9).

Glândulas Digestivas

Alguns tipos de estruturas secretoras, como nectários e tricomas secretores de mucilagem, podem ser encontrados nas folhas das plantas carnívoras, mas as que garantem a caracterização desta síndrome são as glândulas digestivas. As enzimas digestivas são produzidas por tricomas glandulares em *Dionaea, Drosophyllum, Pinguicula* e *Nepenthes e* por emergências vascularizadas em *Drosera.* Dentre as enzimas já detectadas as esterases, fosfatases ácidas e proteases predominam sobre as peroxidases, amilases, lipases e invertases. Através da presença de dispositivos de atração, as presas são capturadas, ativa ou passivamente, e digeridas graças à presença de enzimas produzidas pelas glândulas digestivas. Estudos auto-radiográficos revelaram que as células secretoras das glândulas digestivas reabsorvem e reintegram os produtos do material digerido ao metabolismo da planta, garantindo o suprimento de fosfato e nitrogênio.

Tricomas Urticantes

Tricomas presentes em espécies pertencentes a Euphorbiaceae, Hydrophyllaceae, Loasaceae e Urticaceae, que produzem uma secreção que causa reação alérgica, a qual varia de irritação suave até morte, dependendo das espécies envolvidas e das circunstâncias em que se deu o contato entre a planta e o animal. Constituem, pois, elementos de defesa das plantas que os possuem.

Além de reação alérgica, os extratos bruto e dialisado da secreção de espécies de *Urtica* provocam dor, tendo sido neles detectadas histamina, acetilcolina e 5-hidroxi-triptamina. O tricoma consiste de uma única célula vesiculosa na base e gradualmente afilada em direção ao ápice, cuja região intermediária entre a base e o ápice lembra um tubo capilar fino. Quando este tricoma é tocado, o ápice rompe-se ao longo de uma linha predeterminada e o líquido que está sob pressão no interior do tricoma é introduzido no corpo do animal.

Estruturas Que Secretam Compostos Fenólicos

Os compostos fenólicos formam uma classe de compostos do metabolismo secundário que possui um grupo hidroxila ligado diretamente a um carbono de um anel benzênico. Os compostos fenólicos em plantas constituem um grupo quimicamente heterogêneo, sendo alguns solúveis somente em solventes orgânicos e outros, em água, como os glicosídios e os ácidos carbônicos, além de haver polímeros insolúveis.

As estruturas envolvidas na secreção de compostos fenólicos são idioblastos (Figs. 7.1, 7.12, 7.13, 7.16, 7.20 a 7.22 e 7.27) e células epiteliais que delimitam cavidades ou duetos que secretam material heterogêneo de natureza mista, como as observadas nas cavidades de folhas de *Eucalyptus sp.* (Figs. 7.16 e 7.20 a 7.22) e nos duetos do caule de *Lithraea molleoides* (Figs. 7.42 a 7.48). Os idioblastos taníferos estão presentes em diversos órgãos de espécies pertencentes a Crassulaceae, como nas folhas de *Crassula* sp. (Figs. 7.1 e 7.27), Cyperaceae, como no caule de *Cyperus* sp. (Figs. 7.12 e 7.13), Ericaceae, Fabaceae e Myrtaceae, como nas folhas de *Eucalyptus sp.* (Figs. 7.16 e 7.20 a *7.22)*. A presença de compostos fenólicos em órgãos totalmente diferenciados é relacionada com os mecanismos de interação entre plantas e animais, agindo como dissuasivo alimentar e reduzindo a herbivoria. Nos casos em que as plantas estão sob estresse hídrico, os compostos fenólicos acumulados nos vacúolos garantem a manutenção do arcabouço celular e da integridade dos tecidos.

Estruturas Que Secretam Material Lipofílico

As substâncias lipofílicas incluem terpenos, ácidos graxos livres, agliconas flavonóidicas e ceras. Os óleos essenciais são constituídos por terpenos de baixo peso molecular e as resinas, por uma mistura de terpenos de baixo e alto peso molecular. Além de ácidos graxos livres, agliconas flavonóidicas e ceras, outras substâncias são encontradas como mucilagem e, ou, goma, compostos fenólicos, proteínas, aminoácidos etc. As estruturas presentes em espécies de gimnospermas, representadas por duetos secretores nas Pinaceae, secretam material essencialmente resinífero. Considerando as angiospermas, o material secretado pode ser observado na forma de óleos essenciais voláteis, óleo-resinas ou secreções heterogêneas constituídas por goma-resinas, como nas folhas de *Baccharís dracunculifolia* (Figs. 7.17 a 7.19 e 7.23 a 7.26), por mistura de óleos essenciais e compostos fenólicos, como nas folhas de *Eucalyptus sp.* (Figs. 7.16 e 7.20 a 7.22), ou, ainda, por mistura de goma-resina e compostos fenólicos, como no caule e nas folhas de *Lithraea molleoides* (Figs. 7.42 a 7.48).

As estruturas envolvidas na secreção de material lipofílico, incluindo as secreções heterogêneas, são os idioblastos, cavidades, duetos, superfícies epidérmicas, tricomas e emergências. Estas estruturas estão presentes em diversos órgãos de espécies pertencentes a Anacardiaceae, Asteraceae (Figs. 7.17 a 7.19 e 7.23 a 7.26), Clusiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Lauraceae, Myrsinaceae, Myrtaceae (Figs. 7.16, 7.20 e 7.21), Rubiaceae, Rutaceae, Simaroubaceae e Sterculiaceae. Os óleos voláteis podem atrair os agentes polinizadores, como no caso dos osmóforos, que conferem fragrância às flores; às vezes, também, repelem os insetos por ação inseticida e dissuasiva alimentar, reduzindo a herbivoria. As resinas podem bloquear ferimentos, tendo papel relevante na defesa contra patógenos, e, assim como os óleos voláteis, afastam os insetos, reduzindo a herbivoria.

Laticíferos

O látex é uma suspensão ou emulsão de pequenas partículas (óleos, resinas, ceras e borracha) dispersas num líquido que contém mucilagem, carboidratos, ácidos orgânicos, íons minerais e enzimas proteolíticas, podendo, ainda, ser encontrados açúcares e vitaminas. A composição química do látex varia nas espécies em que ocorre; a presença de certos materiais encontrados especificamente em certas plantas (açúcares em Asteraceae, grãos de amido em *Euphorbia* (Figs. 7.14 e 7.15), taninos em Musa, alcalóides em *Papauer somniferum e* papaína em *Carica papaya*) indica que o látex é o próprio citoplasma da célula laticífera. Tais células são limitadas por paredes celulósicas que podem estar impregnadas por suberina ou calose, substâncias que selam o sistema e impedem a comunicação com células subjacentes.

As estruturas envolvidas na produção de látex são os laticíferos, duetos laticíferos (em espécies de *Mammillaria) e* células parenquimáticas (em espécies de *Parthenium* e *Solidago).* Em termos estruturais, os laticíferos agrupam-se em duas categorias: não-articulados e articulados. Os laticíferos não-articulados são formados por células isoladas que têm crescimento indeterminado, diferenciando-se em estruturas tubulares que apresentam crescimento intrusivo; neste caso, os laticíferos podem ser ramificados ou não. Os laticíferos articulados são formados por fileiras de células, que se dispõem em série, podendo suas paredes terminais permanecer íntegras (articulados não-anastomosados) ou serem parcial ou totalmente destruídas (articulados anastomosados).

Os laticíferos estão presentes em diversos órgãos de espécies pertencentes a Anacardiaceae, Apocynaceae, Araceae, Asclepiadaceae, Asteraceae, Butomaceae, Cactaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, como os observados no caule de *Euphorbia miln* (Figs. 7.14 e 7.15), Fabaceae, Liliaceae, Moraceae, Musaceae, Papaveraceae e Urticaceae. O látex pode bloquear ferimentos, tendo papel relevante na defesa contra microrganismos e reduzindo a herbivoria.

Diversidade das Estruturas Secretoras em Angiospermas

Uma das características mais marcantes das angiospermas quanto às estruturas secretoras é a diversidade dos tipos que portam e da composição química do exsudato que produzem. Mencionam-se, a seguir, tipos de estruturas secretoras que exemplificam a diversidade evidenciada para as angiospermas:

- Um mesmo tipo de estrutura secretora, encontrado em um mesmo órgão, libera diferentes exsudatos em diferentes espécies. Exemplo: tricomas glandulares em folhas que secretam água diluída em espécies de *Nymphaea* (Fig. 7.6), sal em *Laguncularia* (Figs. 7.7 e 7.8) e goma-resina em *Baccharis dracunculifolia* (Figs. 7.17, 7.23 e 7.24).

- Um mesmo tipo de estrutura secretora, encontrado em diferentes órgãos de uma mesma espécie, produz exsudatos diferentes. Exemplo: *Mangifera indica* apresenta duetos resiníferos no caule e duetos que secretam material heterogéneo (mistura de resina, mucilagem e proteína) nos frutos.

- Diferentes tipos de estruturas secretoras, encontrados em um mesmo órgão de uma mesma *espécie,* produzem exsudato semelhante. Exemplo: duetos e tricomas glandulares de folhas de *Baccharis dracunculifolia* (Figs. 7.17, 7.23 e 7.24), que secretam goma-resina.

- Um mesmo tipo de estrutura secretora, encontrado em diferentes órgãos de diferentes espécies, libera exsudato semelhante. Exemplo: nectários florais de *Coffea arábica* (Fig. 7.2); nectários extraflorais do ciátio de *Euphorbia mili*; (Figs. 7.4 e 7.5); coléteres que produzem mucilagem nas brácteas florais de *Coffea arábica* (Fig. 7.9) e nas sépalas de *Forsteronia uelloziana* (Fig. 7.10); e idioblastos taníferos em caule de espécies de *Cyperus* (Figs. 7.12 e 7.13) e em folhas de espécies de *Crassula* (Fig. *7.27)*.

Leitura Complementar

BENTLEY, B.; ELIAS, T. S. **The biology of nectaries.** New York: Columbia Universíty Press, 1983.

CUTTER, E.G. **Plant anatomy.** Part I. Cells and tissues. 2. ed. London: Edward Arnold, 1978.

ESAU, K. **Plant anatomy.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1965.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p.

FAHN, A. **Secretory tissues in plants.** London: Academic Press, 1979.

FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist.,** v. 108, p. 229-257, 1988.

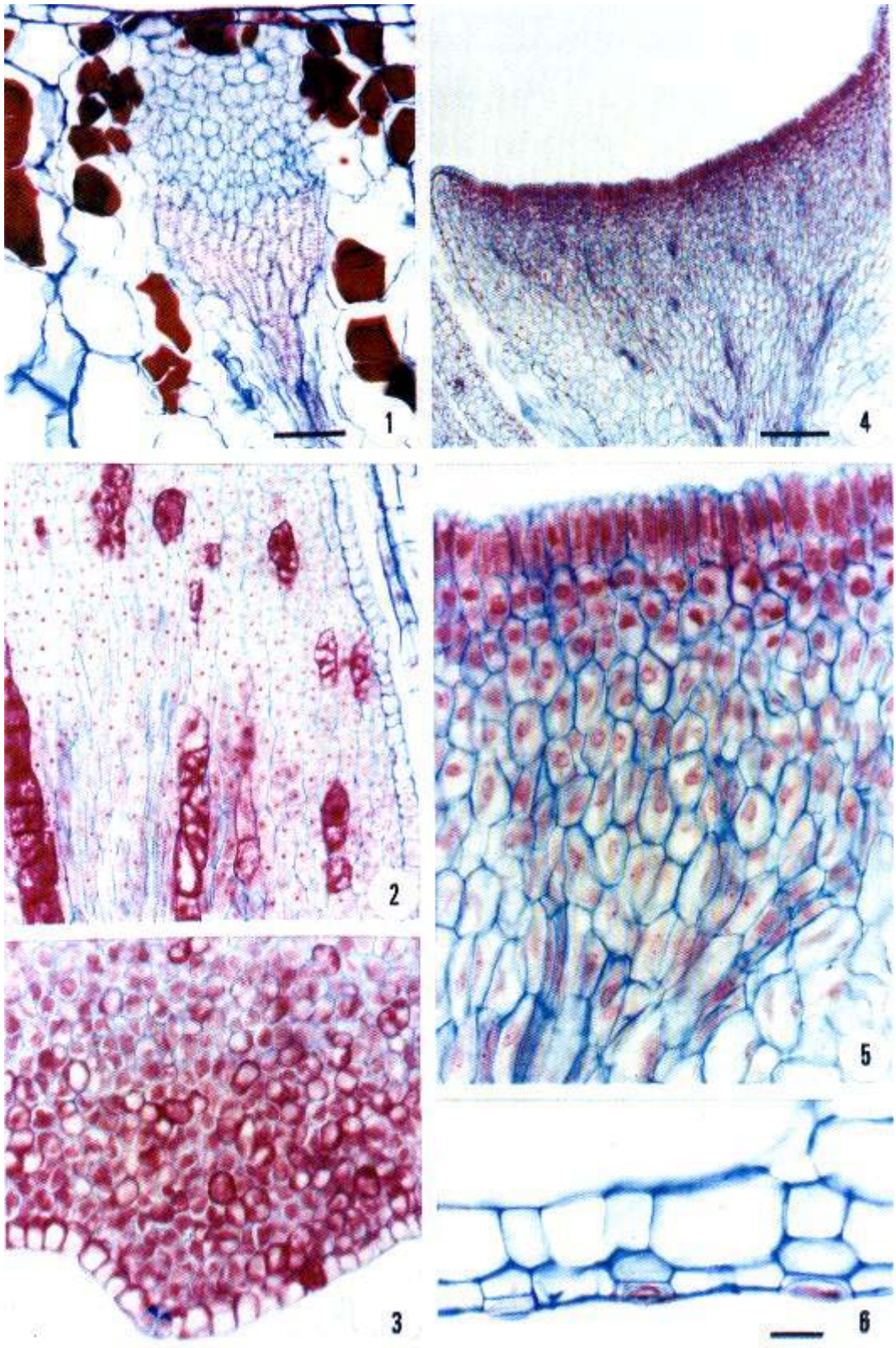
JUNIPER, B. E.; ROB1NS, R.J.; JOEL, D.M. **The carnivorous plants.** London: Academic Press, 1989.

LÜTTGE, U. Structure and function of plant glands. **Annual Review Plant Physiology,** v. 22, p. 23-44, 1971.

METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject.** 2. ed. Oxford: Clarendon Press, 1979. v. 1.

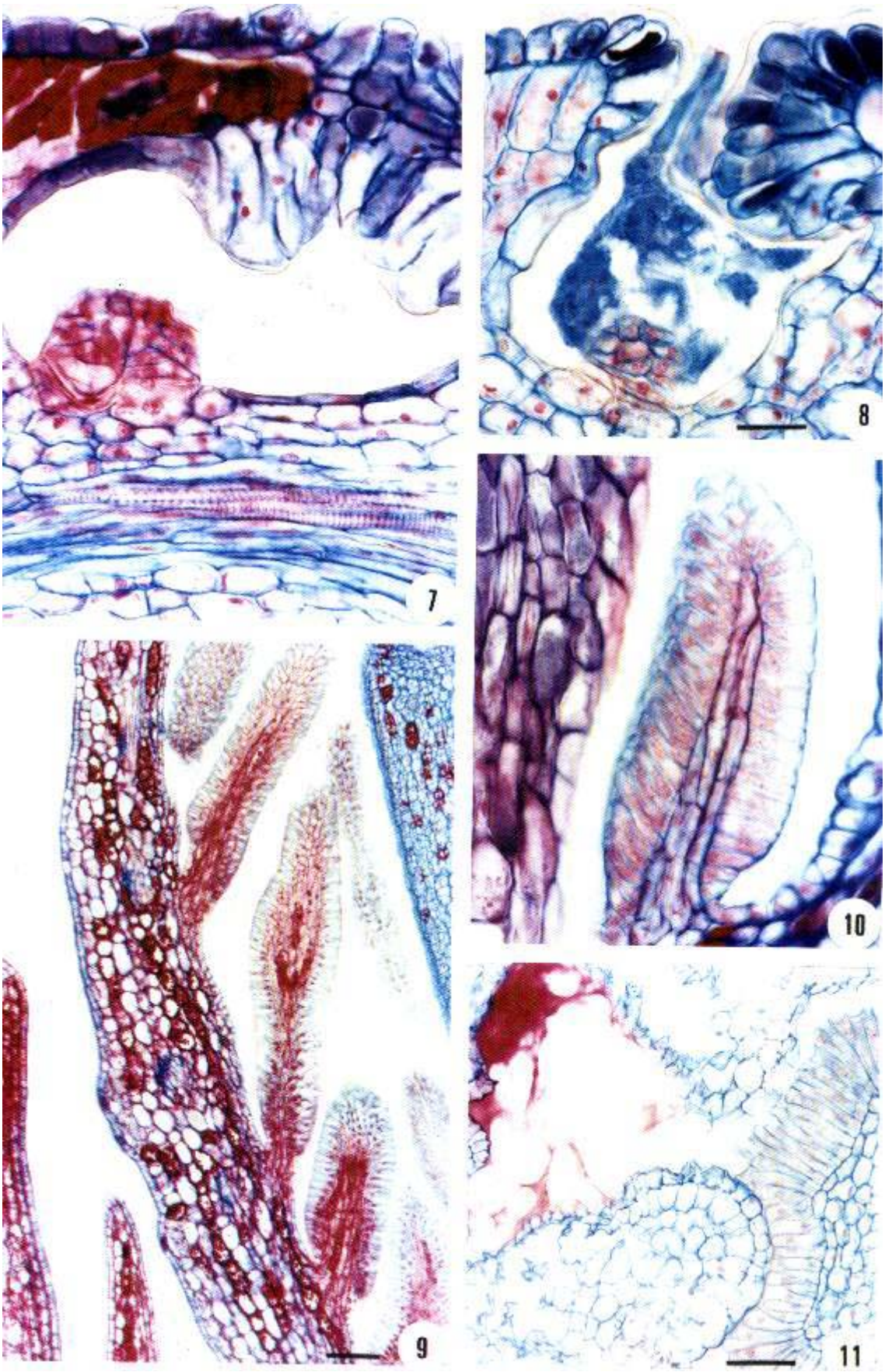
METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction.** 2. ed. Oxford: Clarendon Press, 1983. v. 2.

RODRIGUEZ, E.; HEALEY, RL.; MEHTA, I. **Biology and chemistry of plant trichomes.** New York: Plenum Press, 1984.

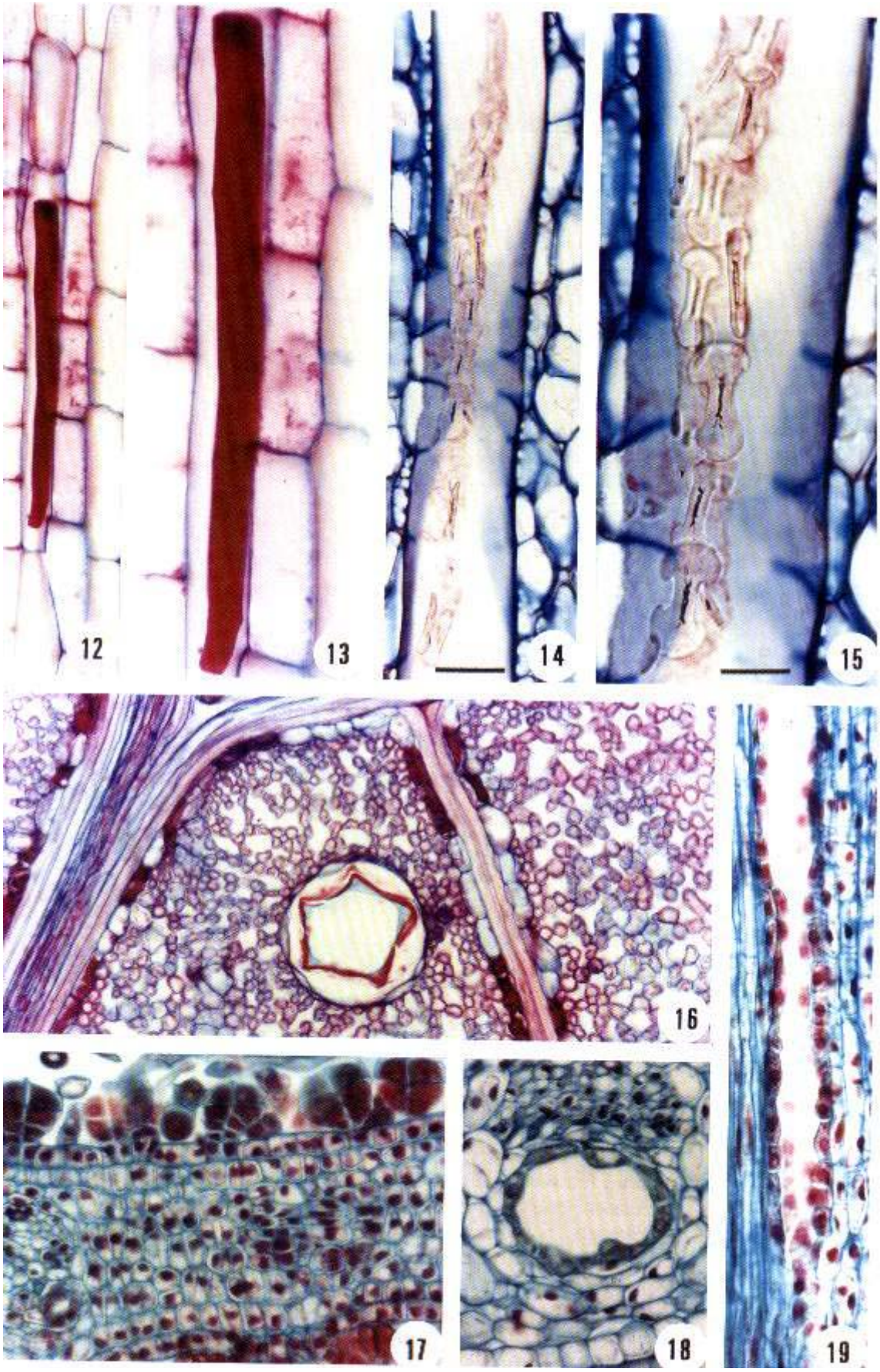


Figuras 7.1 a 7.6 – Hidatódio, nectários florais, extraflorais e hidropótio (fixação: FAA; coloração: safranina e azul-de-astra). 7.1 - Hidatódio em folha de *Cmssula* sp. Barra = 50 /um. 7.2 - Nectário floral de *Coffea arábica.* 7.3 - Nectário floral de *Forsteronia velloziana.* 7.4 e 7.5 - Nectário extrafloral do ciátio de *Euphorbia milii*. Barra =100 μm. 7.6 - Hidropótios em folha de *Nymphaea* sp. Barra = 20 μ*m.*

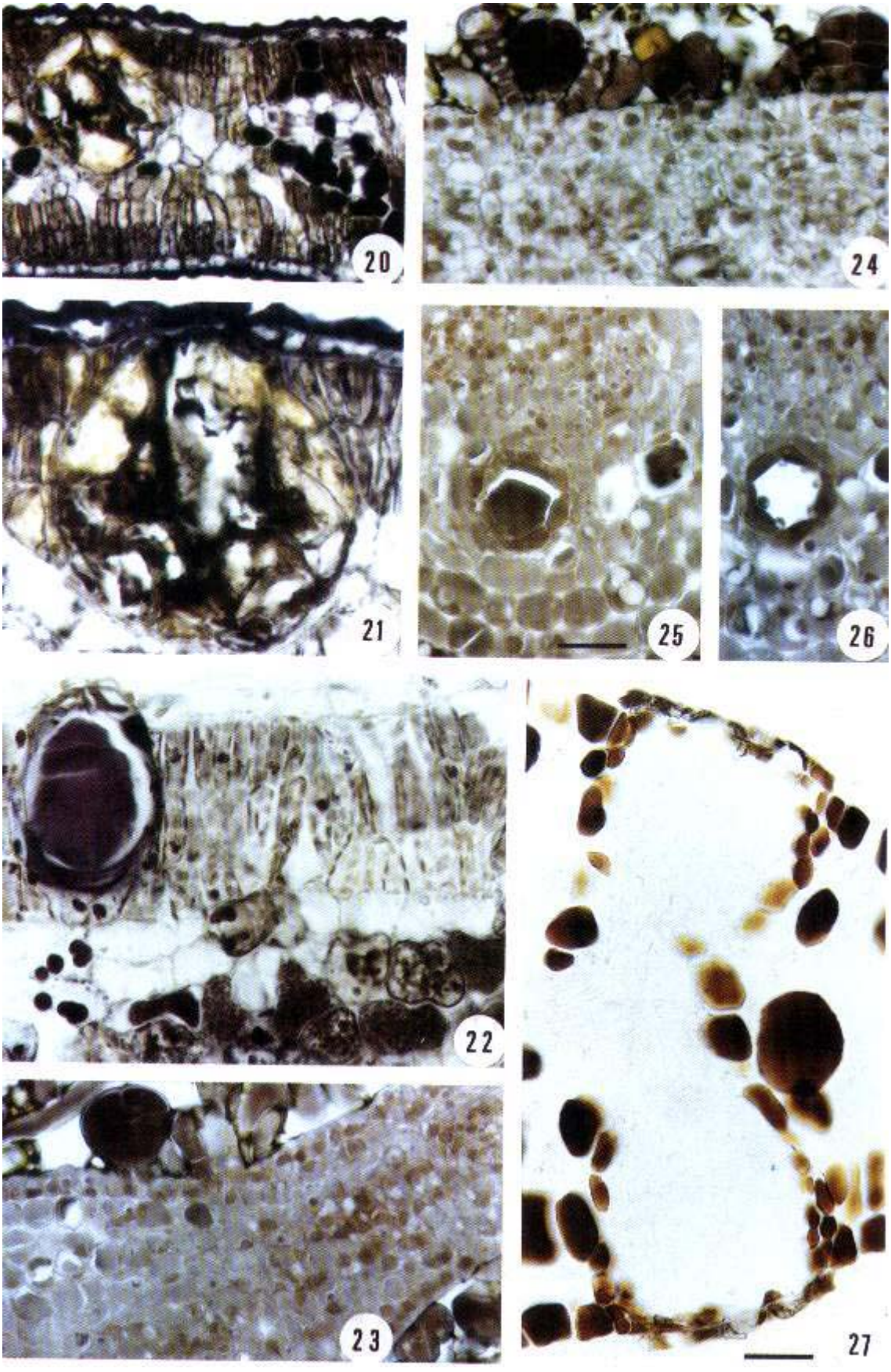
Figuras 7.7 a 7.11 - Glândulas de sal, coléteres e epiderme secretora (fixação: FAA; coloração: safranina e azul-de-astra). 7.7 e 7.8 - Glândulas de sal em folha de *Laguncularia* sp. Barra = 20 μm. 7.9 – Coléteres em bráctea floral de *Coffea arabica.* Barra = 100 μm. 7.10 – Coléter em sépala de *Forsteronia velloziana.* 7.11 - Superfície epidérmica da cabeça do estilete de *Prestonia coalita.* Barra = 50 μm.


7
8
9
10
11

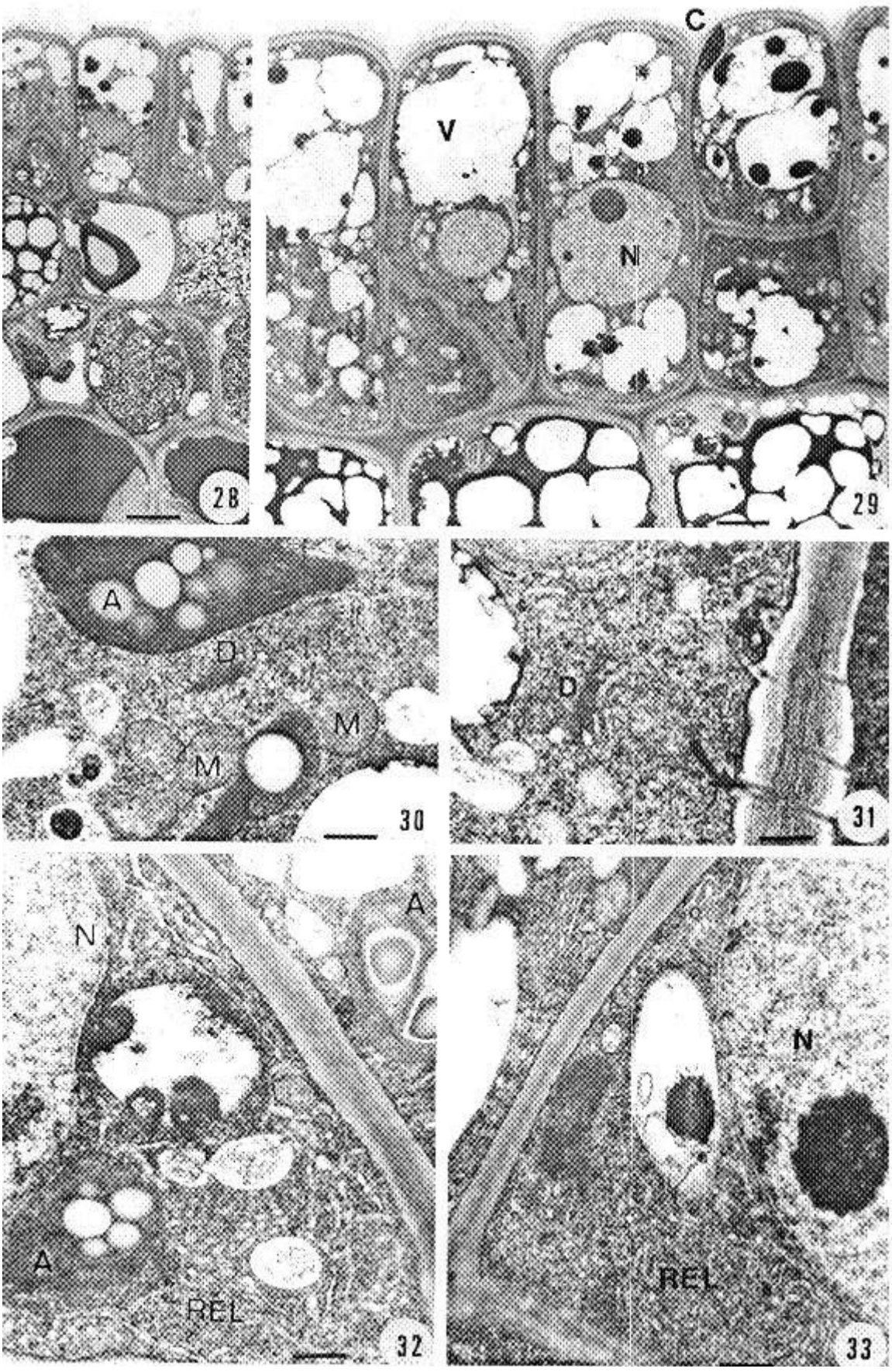
Figuras 7.12 a 7.19 - Idioblastos, cavidades, tricomas, duetos e laticíferos (fixação: FAA; coloração: safranina e azul-de-astra). 7.12 e 7.13 - Idioblasto tanífero no caule de Cyperus sp. 7.14 e 7.15 - Laticífero no caule de *Euphorbia milii*. Barra da Figura 7.14 = 50 μm; 7.15 = 20 μm. 7.16 - Cavidade e idioblastos taníferos em folha de *Eucaliptos* sp. 7.17 a 7.19 - Duetos e tricomas secretores em folha de *Baccharis dracunculifolia* (Figs. 7.12 a 7.15 e 7.19 - corte longitudinal; Fig. 7.16 - corte paradérmico; Figs. 7.17 e 7.18 - corte transversal).


12
13
14
15
16
17
18
19

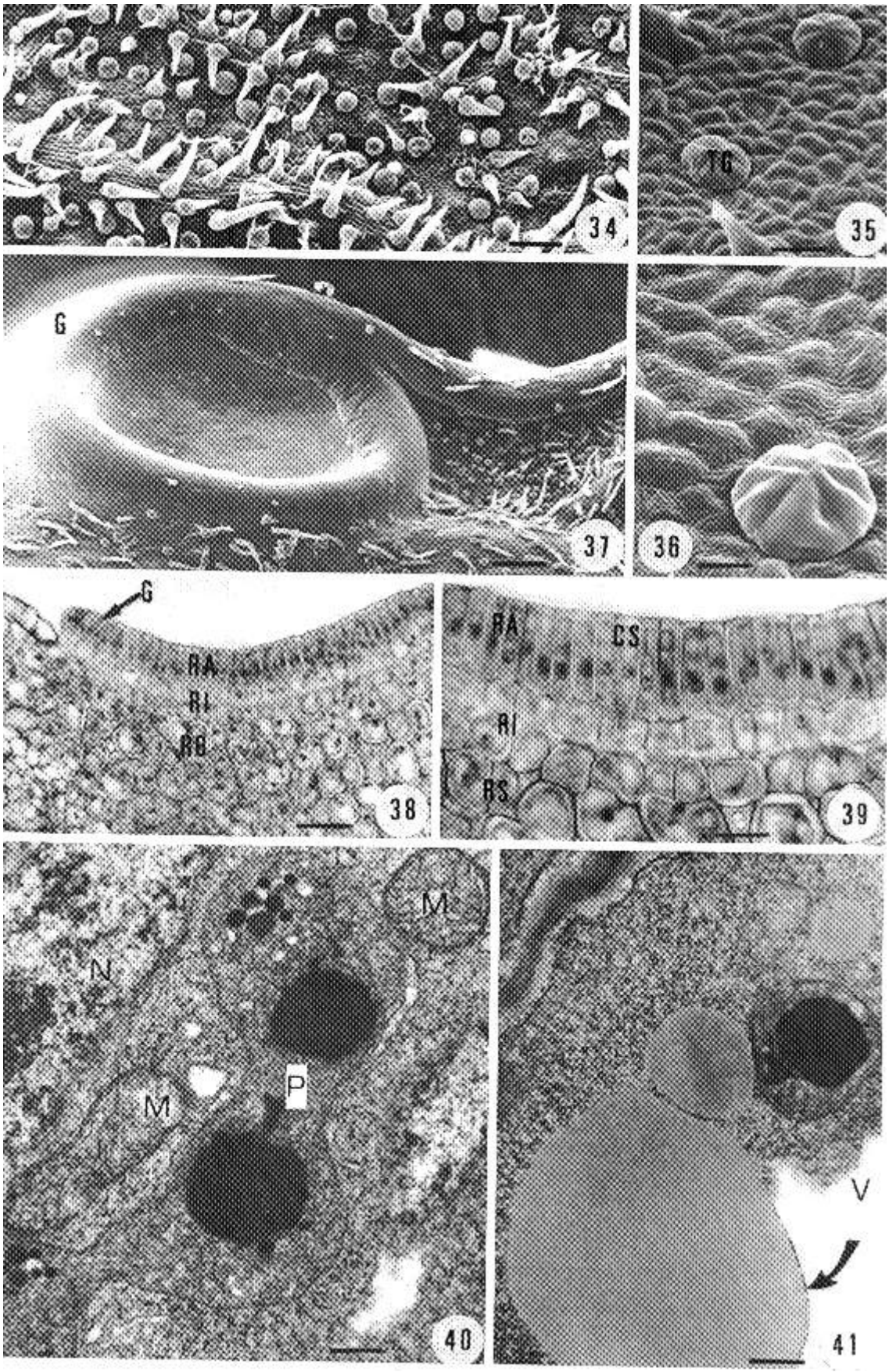
Figuras 7.20 a 7.27 - Cortes transversais de folhas mostrando idioblastos, cavidades, tricomas e duetos (Figs. 7.20, 7.21 e 7.23 a 7.26 - fixação: formalina neutra tamponada, coloração: negro de sudão; Figuras 7.22 a 7.27 - fixação: sulfato ferroso em formalina). 7.20 a 7.22 - Cavidade que produz secreção heterogênea (mistura de óleos essenciais e compostos fenólicos) e idioblastos taníferos de *Eucalyptus* sp. 7.23 a 7.26 - Duetos (Figs. 7.25 e 7.26) e tricomas (Figs. 7.23 e 7.24) secretores de goma-resina de *Baccharis dracunculifolia.* Barra = 20 */j.m. 7.27* - Idioblastos taníferos na bainha dos hidatódios de *Crassula* sp. Barra = 50 μm.


20
24
21
25
26
22
23
27

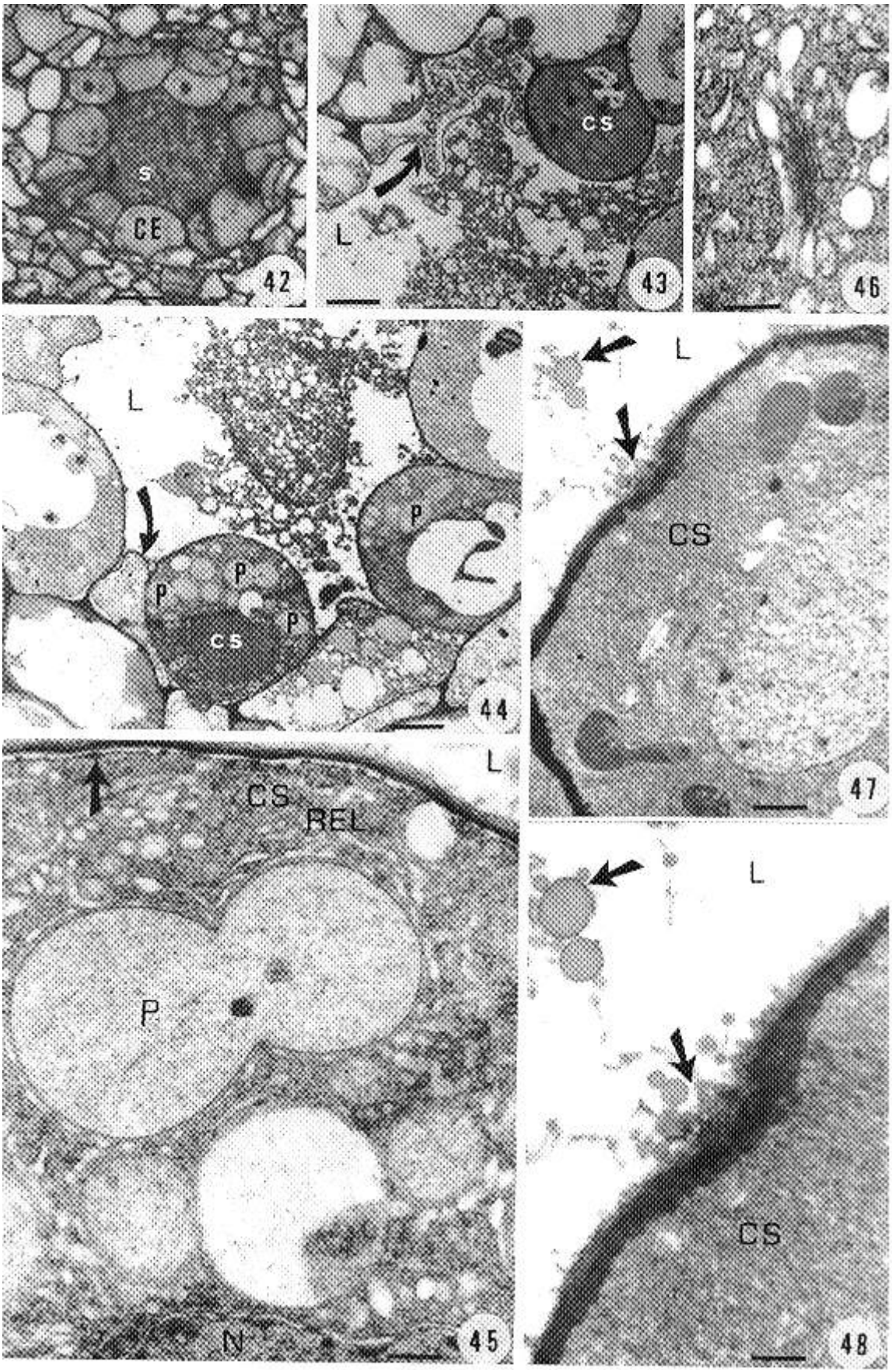
Figuras 7.28 a 7.33 – Epiderme secretora no epicótilo de *Schizolobium parahyba.* 7.28 e 7.29. Aspecto geral da epiderme. Barra da Figura 7.28 = 2 μm, 7.29 = l μm. 7.30 a 7.33 – Detalhe do citoplasma da célula secretora, pólo proximal, que apresenta mitocôndrias (M) em grande número, dictiossomos (D), amiloplastos (A) e retículo endoplasmático liso (REL) proliferado. 7.31 - Plasmodesmos ramificados (seta) na parede anticlinal. Barra das Figuras 7.30 e 7.31 = 0,2 μm, 7.32 e 7.33 = 0,15 μm. Núcleo (N), vacúolo (V). (Cortesia de Denise Maria Trombert de Oliveira).


28
V
C
N
29
A
D
M
M
30
D
31
N
A
A
REL
32
N
REL
33

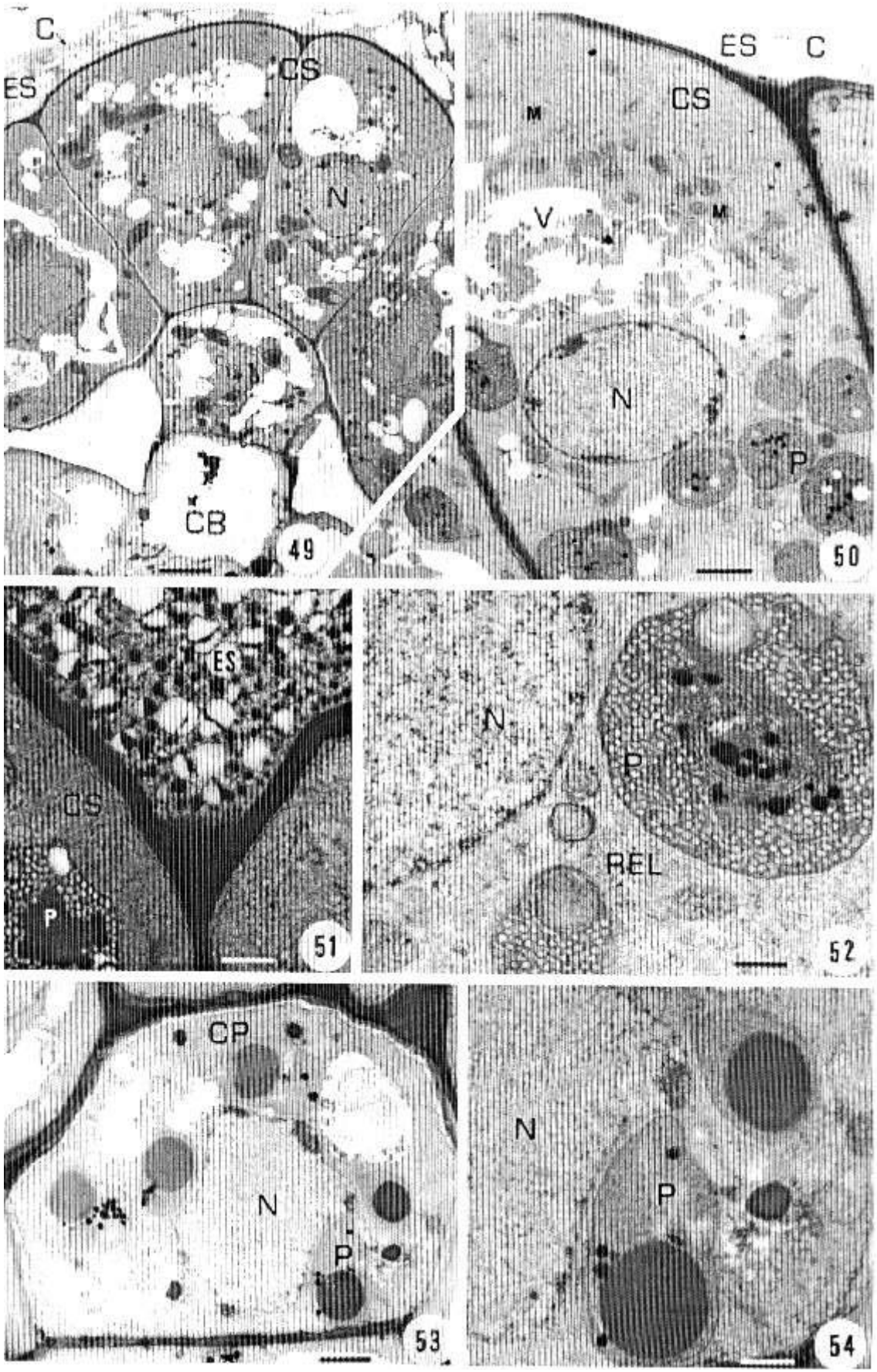
Figuras 7.34 a 7.41 – Superfície foliar e glândula lipofílica de *Citharexylum myrianthum.* 7.34 a 7.36. Tricomas tectores e glandulares (TG) recobrem a superfície abaxial (Fig. 7.34) e adaxial (Figs. 7.35 e 7.36) do limbo. Barra da Figura 7.34 = 40 μm, 7.35 = 25 μm; 7.36 = 15 μm. 7.37 - Aspecto geral da glândula (G) lipofílica situada na porção distai do pecíolo. Barra = 25 μm. 7.38 e 7.39 – As células epidérmicas que revestem a glândula são secretoras (CS) e constituem a região apical (RA) da glândula. Região intermediária (RI), região basal (RB). Barra da Figura 7.38 = 200 μm, 7.39 = 50 μm. 7.40 e 7.41 – Detalhe do citoplasma da célula secretora que apresenta plastídios (P) e mitocôndrias (M). 7.41 – Gota lipídica (seta) sendo incorporada ao vacúolo (V). Barra da Figura 7.40 = 0,15 μm, 7.41 = 0,36 μm.


34
TG
35
G
37
36
G
RA
RI
RB
38
RA
CS
RI
RS
39
M
N
M
P
40
V
41

Figuras 7.42 a 7.48 – Células epiteliais do canal secretor no caule de *Lithraea molleoides*. 7.42 – Aspecto geral do canal; células epiteliais (CE) delimitam lume preenchido por secreção (S). Barra = 50 μm. 7.43 e 7.44 – Células degeneradas (seta) e íntegras em intensa atividade secretora (CS) estão presentes em um mesmo epitélio. Barra da Figura 7.43 = 4 μm, 7.44 = 2 μm. Lume (L), núcleo (N), plastídios (P). 7.45 a 7.48 – Detalhe do citoplasma destas células (CS), porção distal, que apresenta retículo endoplasmático liso (REL) desenvolvido, plastídios (P) em grande número e material osmiofílico (seta) no espaço periplasmático, aderido à superfície da parede celular e livre no lume. 7.46 – Dictiossomo hiperativo. Barra da Figura 7.45 = 0,2 μm, 7.46 = 0,15 μm, 7.47 = 1,2 μm, 7.48 = 0,75 μm (Cortesia de Sandra Maria Carmello-Guerreiro).


S
CE
42
CS
L
43
46
L
P
P
P
P
CS
44
L
CS
47
L
CS
REL
P
N
45
L
CS
48

Figuras 7.49 a 7.54 – Tricomas glandulares no gineceu de *Zeyheria digitalis*. 7.49 - Aspecto geral do tricoma. Célula basal (CB), célula secretora (CS), cutícula (C), espaço subcuticular (ES). Barra = 4 μm. 7.50 a 7.52 – Célula secretora (CS) apresentando núcleo (N) esférico, de posição central, citoplasma denso abundante, retículo endoplasmático liso (REL) proliferado, um grande número de mitocôndrias (M) e de plastídios (P) modificados (com sistema de túbulos/ vesículas e inclusões osmiofílicas) e material floculado acumulado no vacúolo (V). 7.51 - Material elétrondenso entremeado com material floculado no espaço subcuticular (ES). Barra da Figura 7.50 = 1 μm, 7.51 = 0,5 μm, 7.52 = 0,3 μm. 7.53 e 7.54 - Célula do pedúnculo (CP) com núcleo (N) ligeiramente lobado, citoplasma abundante e plastídios (P) com inclusões osmiofílicas. Barra da Figura 7.53 = 2,5 μm, 7.54 = 0,75 μm.


C
ES
CS
N
CB
49
ES
C
CS
M
V
M
N
P
50
ES
CS
P
51
N
P
O
REL
52
CP
N
P
53
N
P
54

Capítulo 8

Câmbio

Veronica Angyalossy[1]
Carmen Regina Marcati[2]

Em gimnospermas e em muitas angiospermas dicotiledôneas, o aumento em diâmetro do caule e da raiz é devido ao crescimento secundário resultante da atividade de meristemas laterais. A atividade de um meristema lateral - o câmbio - origina assim os tecidos vasculares denominados secundários, ou seja, o xilema secundário, que se desenvolve a partir do câmbio em sentido centrífugo, e o floema secundário, que se forma centripetamente ao câmbio (Fig. 8.1).

O câmbio é o único meristema que forma dois sistemas: o axial e o radial. Entende-se por sistema axial o conjunto de células floemáticas e xilemáticas que são alongadas no sentido axial da planta, isto é, seu maior comprimento é paralelo ao eixo vertical do caule ou da raiz. Já o sistema radial é formado pelo conjunto de células floemáticas e xilemáticas secundárias, cujo maior comprimento é perpendicular ao eixo vertical da planta.

O tempo de vida de uma planta está relacionado, entre outros fatores, com a longevidade do câmbio. A atividade deste câmbio garante a produção de elementos do xilema e floema secundários ao mesmo tempo que o crescimento em espessura do caule e da raiz progride. Há registros de um espécime vivo de *Pinus longaeua* – Pinaceae, na Califórnia, EUA, com mais de 4.900 anos de idade graças à longevidade do câmbio. O famoso jequitibá brasileiro *(Cariniana* sp. – Lecythidaceae) possui indivíduos vivos, no Estado de São Paulo, que apresentam idade estimada em 400 anos.

[1] Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, USP Cx. Postal 11461. 05422-970 São Paulo, SP
[2] Departamento de Recursos Naturais, FCA, UNESP Cx. Postal 237. 18603-970 Botucatu, SP

Origem

O câmbio na raiz

O câmbio na raiz se origina do procâmbio e de células pericíclicas.

Divisões periclinais do procâmbio, isto é, divisões paralelas ao eixo vertical da planta, acrescentam novas células tanto ao interior quanto à periferia da raiz, constituindo o câmbio de origem procambial, que se dispõe geralmente em forma de arcos entre o xilema e o floema primários. Este câmbio de origem procambial, enquanto se divide periclinalmente, acrescentando células do xilema secundário ao interior e células do floema secundário à periferia, torna-se contínuo com as células pericíclicas situadas em frente aos pólos de protoxilema. Tais células pericíclicas, uma vez estimuladas pela proximidade das células do câmbio de origem procambial, passam então a apresentar atividade meristemática, ou seja, formam o câmbio de origem pericíclica. A partir deste estádio, as duas porções do câmbio - de origem procambial e de origem pericíclica - compõem um cilindro contínuo de câmbio em toda a circunferência da raiz (Fig. 8.2).

Em geral, a porção do câmbio que se origina das células pericíclicas contribui para o crescimento secundário da raiz apenas com células do sistema radial, formando raios parenquimáticos mais largos (Fig. 8.3).

O câmbio no caule

São considerados três padrões principais de origem e desenvolvimento do câmbio no caule:

- A partir do procâmbio dos feixes, formando xilema e floema secundários restritos aos feixes vasculares, como em aboboreira *(Cucurbita pepo* – Cucurbitaceae) (Figs. 8.4 e 8.5).

- A partir de um cilindro contínuo de procâmbio na estrutura primária do caule, formando xilema e floema secundários em toda a sua circunferência, como em cipó-timbó *(Serjania caracasana* - Sapindaceae) (Figs. 8.6 a 8.8).

- A partir do procâmbio dos feixes e do tecido interfascicular células parenquimáticas entre os feixes vasculares, que guardam potencial meristemático), ambos compondo um cilindro contínuo de câmbio, o qual produzirá xilema e floema secundários em todo o perímetro do caule, como se pode observar em *Cipocereus crassisepalus* -Cactaceae (Figs. 8.9 a 8.12).

Nesse último caso, o procâmbio, entre o xilema e o floema primários nos feixes vasculares, dá origem ao câmbio fascicular, que inicia a produção de elementos axiais e radiais secundários no caule.

O tecido interfascicular, uma vez estimulado pela proximidade do câmbio fascicular recém-instalado nos feixes, passa a desenvolver o seu potencial meristemático, formando uma nova porção do câmbio – o câmbio interfascicular (Figs. 8.11 e 8.23). A partir de ambas as porções do câmbio - fascicular e interfascicular – compõe-se um cilindro contínuo de câmbio em toda a circunferência do caule (Fig. 8.13).

Convém ressaltar que o tecido interfascicular é o próprio periciclo, como se verifica em seções transversais dos caules de mamona *(Ricinus communis* – Euphorbiaceae) (Figs. 8.14 e 8.15), de vedélia *(Sphagneticoh trilobata* - Asteraceae) (Figs. 8.19 a 8.21) e de papo-de-peru *(Aristolochia* sp. - Aristolochiaceae) (Figs. 8.22 e 8.23). A última camada de células que se sucede da periferia para o interior do córtex é a endoderme (Figs. 8.14 e 8.15), que, em vedélia, aparece nítida com suas estrias de Caspary e amiloplastos (Figs. 8.20 e 8.21). A camada imediatamente interna à endoderme é o periciclo, com células diferenciadas em relação ao córtex e à medula (Fig. 8.23). As células do periciclo, situadas numa região próxima ao câmbio fascicular, iniciam intenso processo de divisão celular (Figs. 8.11 e 8.23), resultando na formação do câmbio interfascicular (Figs. 8.11, 8.13 a 8.15 e 8.19 a 8.24).

Alguns autores preferem considerar que o tecido interfascicular se origina de resquícios do meristema residual que permaneceram entre os feixes vasculares.

Por definição, o meristema residual é a continuação do meristema apical que se aloja nas porções logo abaixo do ápice do caule. Sua função é produzir novos cordões de procâmbio. Uma vez diferenciados, todos esses cordões em novos feixes vasculares primários, a região entre os feixes guardaria ainda porções do meristema residual que posteriormente originariam o tecido interfascicular.

Uma terceira possibilidade de origem do tecido interfascicular é a desdiferenciação ou, em outros termos, a retomada de uma atividade meristemática pelas células parenquimáticas localizadas entre os feixes vasculares. Nesse caso, o tecido interfascicular, assim como o córtex e a medula, teria como origem o meristema fundamental.

A atividade do câmbio no caule apresenta três variações conhecidas:

- Câmbios fascicular e interfascicular com atividade idêntica – Contribuem, em igual proporção, com células axiais e radiais do xilema e do floema secundários para o crescimento em espessura do caule, formando um cilindro vascular contínuo. Exemplo: *Ricimus communis* – Euphorbiaceae – (Figs. 8.13 a 8.18).

- Câmbios fascicular e interfascicular com atividade diferenciada – O câmbio fascicular produz um xilema secundário composto por fibras e ele»mentos de vasos, e o interfascicular, um xilema secundário composto somente por fibras. Exemplo: *Sphagneticoh trilobata* - Asteraceae (Figs. 8.19 a 8.21).

- Câmbio fascicular e interfascicular com atividade diferenciada – O câmbio fascicular forma todos os elementos do sistema axial da planta, ou seja, no xilema secundário produz elementos de vasos, fibras e células do parênquima axial; no floema secundário forma elementos de tubos crivados, células companheiras, fibras e células do parênquima axial. O câmbio interfascicular produz apenas elementos do sistema radial da planta, isto é, os raios parenquimáticos do xilema e do floema secundários. Exemplos: *Cipocereus crassisepalus* - Cactaceae (Figs. 8.9 a 8.12) e *Aristolochia* -Aristolochiaceae (Figs. 8.22 a 8.24).

Organização

Tipos celulares

O câmbio é um meristema lateral, cujas células ativas – em processo de divisão celular – têm vacúolos muito proeminentes. Essa característica contrasta com a das células do meristema apical, cujos vacúolos aparecem em número reduzido. Além disso, o meristema apical tem células com núcleo grande, citoplasma denso e contorno isodiamétrico.

Em seções transversais de caules e raízes que já iniciaram o crescimento secundário, a região do câmbio aparece como uma faixa contínua de células retangulares mais ou menos achatadas, que se dividem e se empilham no sentido radial com duas a várias células por pilha (Figs. 8.18 e 8.25 a 8.27).

Compõem esse arranjo em forma de pilhas: a) células iniciais, numa posição quase mediana, formando às vezes uma camada contínua na circunferência do caule ou da raiz; e b) células derivadas, que se originaram da divisão das células iniciais (Figs. 8.27 a 8.29).

As células iniciais combinam autoperpetuação com adição de novas células para o corpo da planta. Um processo contínuo de divisão celular resulta, a cada ciclo, dois tipos de células-filhas: a que permanece como célula inicial e a denominada célula derivada. A alusão ao câmbio enquanto tecido meristemático lateral implica considerar, necessariamente, estes dois tipos de células. De cada pilha ou fileira de células que compõem o câmbio, apenas uma é a célula inicial - geralmente numa posição mediana da pilha e com sinais de uma divisão celular recém-processada, enquanto as demais, que estão em direção ao interior ou em direção à periferia do caule ou da raiz, são as células derivadas (Figs. 8.27 a 8.29).

Em seções longitudinais desses caules e raízes com crescimento secundário já instalado, duas categorias de células iniciais podem ser reconhecidas: células iniciais fusiformes (em forma de fuso) (Figs. 8.25 e 8.30) e células iniciais radiais (Figs. 8.28 e 8.29).

As células iniciais fusiformes são geralmente alongadas axialmente. Sua face longitudinal radial tem paredes terminais quase sempre retas, mas em seções longitudinais tangenciais estas células apresentam terminações afiladas, gradual ou abruptamente cônicas (Figs. 8.30 e 8.31).

O comprimento das iniciais fusiformes afeta o comprimento das suas derivadas. As células iniciais fusiformes são longas, podendo variar de 140 a 462 μm nas dicotiledôneas. Nas coníferas, variam de 700 a 4.500 μm de comprimento em *Pinus* sp. - Pinaceae e podem chegar a 9.000 μm em *Sequoia sempervirens* – Taxodiaceae.

As iniciais fusiformes juntamente com as suas células derivadas originam o sistema axial da planta, formando células constituintes do xilema e do floema secundários, as quais são igualmente alongadas axialmente.

O sistema axial é composto pêlos elementos traqueais, células do parênquima axial e fibras do xilema secundário, e por elementos crivados, células companheiras, células do parênquima axial e fibras do floema secundário.

As células iniciais radiais têm quase sempre um contorno isodiamétrico (Fig. 8.29) e, nas seções longitudinais tangenciais de caules e raízes, aparecem agrupadas entre as iniciais fusiformes e suas derivadas, formando um corpo alongado no sentido do eixo vertical da planta, o qual é denominado raio cambial (Figs. 8.30 e 8.31). As iniciais radiais em conjunto com as suas derivadas dão origem ao sistema radial da planta, que é composto pêlos raios parenquimáticos (Figs. 8.3, 8.12, 8.22, 8.23 e 8.25).

Arranjo

As células iniciais fusiformes podem apresentar um arranjo estratificado, ou seja, aparecem alinhadas lado a lado, quando observadas em seções longitudinais tangenciais. Nesse caso, o câmbio é denominado estratificado, o qual constitui uma característica diagnostica, a exemplo de muitas espécies de leguminosas, como o pau-brasil *(Caesalpinia echinata)* (Fig. 8.31).

Quando as células fusiformes não apresentam um arranjo estratificado, o câmbio é denominado não-estratificado, o qual é comum na maioria das espécies, a exemplo do pau-de-viola *(Citharexylum* myriani/ium – Verbenaceae) (Fig. 8.30).

Divisão celular

O xilema e o floema secundários são produzidos nos caules e nas raízes a partir de divisões periclinais das células iniciais, ou seja, divisões celulares num plano paralelo à superfície do órgão em que as células em questão se encontram. Desta divisão resultam, concomitantemente, células derivadas tanto para o interior quanto para a periferia do perímetro do câmbio (Fig. 8.32).

As células derivadas para o lado interno - células-mãe do xilema - dão origem aos elementos do xilema secundário, podendo diferenciar-se em parênquima radial (raio) e em células axiais, como os elementos traqueais (elementos de vasos, traqueídes), tornarem-se fibras, ou, ainda, continuar dividindo-se, formando séries de células parenquimáticas.

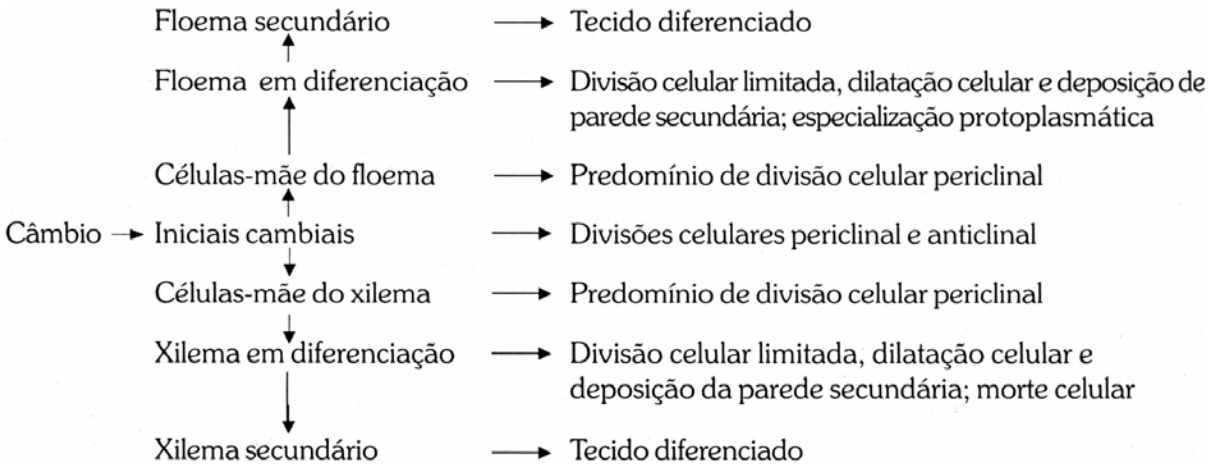
As células derivadas para a periferia - células-mãe do floema - formam os elementos axiais e radiais do floema secundário: parênquima radial (raio), elementos crivados (elementos de tubo crivado, células crivadas), células companheiras, fibras e séries parenquimáticas.

Enquanto esse processo de divisão das células iniciais permanecer inalterado, o câmbio acrescentará camadas ou fileiras radiais de células do xilema e do floema secundários. Durante a maior atividade do câmbio, quando as divisões periclinais estão ocorrendo, as células vão sendo acrescentadas tão rapidamente que, num curto período de tempo, forma-se uma região mais ou menos contínua de células em divisão. As células iniciais e suas derivadas xilemáticas e floemáticas constituem uma faixa cambial, cujo aspecto em seções transversais de caules e de raízes é de fileiras de células empilhadas radialmente. Somente uma célula nessa fileira radial é a inicial, e apenas ela se divide, originando a célula-mãe do xilema para o interior e a célula-mãe do floema para a periferia do perímetro do câmbio (Fig. 8.32).

Em uma fileira radial de células cambiais, a diferenciação entre a célula inicial em relação à sua derivada é muito difícil, pois apresentam forma, dimensão e protoplasma similares. Eventualmente, pode ser observada uma diferença em relação ao tamanho da inicial, cujo aspecto em seção transversal apresenta um diâmetro radial menor em relação ao das derivadas (Figs. 8.27 a 8.29).

Divisões anticlinais, ou seja, divisões celulares num plano perpendicular à superfície do órgão em que as células em questão se encontram, acrescentam novas células no sentido lateral em relação ao perímetro do câmbio, resultando na multiplicação das iniciais fusiformes e das iniciais radiais (Figs. 8.33 e 8.34).

No esquema a seguir estão resumidas as etapas da atividade cambial.



No câmbio não-estratificado, as terminações das células iniciais fusiformes adjacentes não estão alinhadas (Fig. 8.30). As divisões são anticlinais oblíquas, mas, dependendo do comprimento da célula inicial, podem ser mais ou menos inclinadas. O tipo mais comum de divisão, nesse caso, é o pseudotransversal (Fig. 8.34). Esse tipo de divisão celular inicialmente tem a aparência de uma divisão longitudinal, mas a placa celular não alcança as extremidades das células. Ambas as células, a inicial e a recém-derivada, resultam em células mais curtas, aumentando depois o seu tamanho pelo crescimento intrusivo de suas extremidades. Crescimento intrusivo é um tipo de crescimento em que uma célula pode intrometer-se entre as outras através da lamela mediana, resultando no aumento de seu comprimento. Durante o crescimento intrusivo, são as terminações das células que crescem, podendo sofrer bifurcação (Figs. 8.39 e 8.40). Assim, cada nova célula produzida por divisão pseudotransversal alonga-se devido também ao crescimento intrusivo.

No câmbio estratificado, as iniciais fusiformes são curtas, e em suas divisões anticlinais a placa celular atravessa a célula no sentido axial, de extremidade a extremidade, de forma perfeita ou quase perfeita. As células-filhas, tanto a inicial quanto a recém-derivada, apresentam igual comprimento, e as suas terminações estão alinhadas com as das células vizinhas. Essas divisões são denominadas anticlinais radiais (Fig. 8.33).

Mudanças no desenvolvimento das iniciais

Com o aumento da espessura do xilema secundário, o câmbio é deslocado para a periferia devido às divisões periclinais e sua circunferência aumenta em decorrência das divisões anticlinais. Tal atividade é seguida pelo crescimento intrusivo, que muitas vezes é acompanhado pela formação de iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes.

Em algumas espécies, o xilema secundário apresenta os raios originais e um grupo de novos raios, aumentando o tecido xilemático e, conseqüentemente, o floemático (Fig. 8.37 - a). Esses novos raios xilemáticos e floemáticos formam-se a partir de novas iniciais radiais que surgem de iniciais fusiformes por divisões anticlinais desiguais. Alguns autores constataram divisões na porção mediana das células iniciais fusiformes das dicotiledôneas (Fig. 8.37 - b) e divisões em uma das extremidades da inicial fusiforme nas coníferas (Fig. 8.37 - b'). Em ambos os casos formam-se iniciais fusiformes curtas, que, após novas divisões, originam novas iniciais radiais (Fig. 8.38).

Desse modo, a adição de novas células tende a manter constante a razão entre os componentes axiais e radiais durante o aumento na circunferência do cilindro vascular. Novos raios têm sempre menos células do que os raios originais. Inicialmente, um raio pode ser de uma célula de largura e de uma de altura (Fig. 8.38); divisões posteriores aumentarão o número de células em altura e em largura se os raios multisseriados forem característicos da planta (Figs. 8.24, 8.30, 8.41, 8.42 e 8.45).

Terminologia

O termo câmbio não é um consenso entre os autores. Alguns se referem ao câmbio apenas como a camada unisseriada de células iniciais e usam o termo zona cambial para a faixa que compreende, além da camada de células iniciais, as camadas subseqüentes das suas células derivadas. Tem-se, assim, o conceito restrito para o câmbio. Já outros autores preferem adotar o conceito mais amplo, utilizando o termo câmbio para o grupo de camadas de células iniciais e derivadas. Este conceito é baseado nos seguintes aspectos: a) pode se tornar difícil distinguir as células iniciais de suas células recém-derivadas (Fig. 8.28); b) as células iniciais podem não estar alinhadas entre si, formando uma camada contínua (Fig. 8.27); e c) há casos em que ocorre a perda da célula inicial, cuja posição passa a ser ocupada pela sua derivada.

Neste capítulo adotou-se o conceito mais amplo do termo câmbio.

Sazonalidade do câmbio

O câmbio, tal como os meristemas apicais, pode sofrer dormência durante períodos de estresse. Nas regiões temperadas, o fator temperatura é o mais importante. O frio durante o período de inverno causa a dormência do câmbio, que é reativado na primavera..

Durante o período de dormência do câmbio, cessa a divisão celular, o que resulta em uma região cambial mais estreita em relação ao câmbio formado nos períodos mais favoráveis ao crescimento.

Nos trópicos, a disponibilidade hídrica para a planta induz a uma sazonalidade cambial. Períodos de dois a três meses contínuos de seca, com precipitações mensais menores que 50 mm, causam a parada da atividade cambial, que depois é retomada nos períodos em que as precipitações mensais são superiores a 50 mm.

Em espécies arbóreas, como o cedro *(Cedrela fissilis* – Meliaceae) (Figs. 8.35 e 8.36), a copaíba (Copai/era *hngsdorfii* - Leguminosae) e o pau-de-viola *(Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae), o número de camadas de células, inicial e derivadas, por faixa cambial está entre três e nove nos períodos de parada da atividade, isto é, durante os meses mais secos (Fig. 8.43), e entre 10 e 25 nos períodos de pluviosidade adequada (Fig. 8.44).

Em razão da dormência do câmbio, além da redução do número de camadas de células, ocorre o espessamento de muitas células-mãe do xilema e do floema. Em seções longitudinais tangenciais, as paredes radiais das células deste câmbio têm a aparência de "contas de rosário", revelando que a parede está se espessando. As depressões que se observam nas paredes radiais das células correspondem aos campos de pontoação primária, os quais se tornam facilmente visíveis devido ao espessamento dessas paredes (Fig. 8.45). No câmbio ativo, as paredes radiais das células se apresentam lisas, em conseqüência do não-espessamento dessas paredes, e os campos de pontoação primária não são facilmente visualizados (Fig. 8.46).

A sazonalidade cambial é assim refletida, como um espelho, no xilema e no floema secundários, podendo formar camadas de crescimento em ambos os tecidos.

Leitura Complementar

ADAMSON, R.S. Anomolous Secondary Thickening in Compositae. **Annals of Botany,** v. 48, p. 505-514, 1934.

BUVAT, R. **Ontogeny, cell differentiaton and structure of vascular plants.** Berlin: Springer-Verlag, 1989. 581 p.

CUTTER, E.G. **Plant anatomy.** Part I. Cells and tissucs. 2. ed. London: Edward Arnold, 1978.

EAMES, A. J.; MACDANIELS, L. H. An Introduction to Plant Anatomy. New York: Mc Graw-Hill. 1947. 427 p.

ESAU, K. **Plant anatomy.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1965.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p.

EVERT, R. F Phloem structure in *Pyrus communis* L. and its seasonal changes. **Univ. Calif. Publ. Bot., v.**32, p. 127-194, 1960.

EVERT, R. E Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. **Amer. J. Bot.,** v. 48, p. 479-488, 1961.

FAHN, A. **Plant anatomy.** 4. ed. Oxford: Pergamon Press, 1990. 588 p.

GEMUMELL, A. R. **Anatomia do vegetal em desenvolvimento.** São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1981. 73 p.

IQBAL, M. Structural and operational specializations of the vascular cambium of seed plants. In: IQBAL, M. (Ed.). **Growth patterns in vascular plants.** Oregon: Dioscorides Press, 1994. p. 211-271.

IQBAL, M.; GHOUSE, A. K. M. Cambial concept and organisation. In: IQBAL, M. (Ed.). **The vascular cambium.** New York: John Wiley & Sons. 1990. p. 1-36.

LARSON, R R. **The concept of cambium.** In: BAAS, R (Ed.). **New perspectives in wood anatomy.** London: Martinus Nijhoff/Dr.W. Junk Publishers, 1982. p. 85-121.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy.** California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1988. 560 p.

RAVEN H.; EVERT, R.F; EICHHORN, S.E. **Biology of plants.** 5. ed. New York: Worth Publishers, 1992. 791 p.

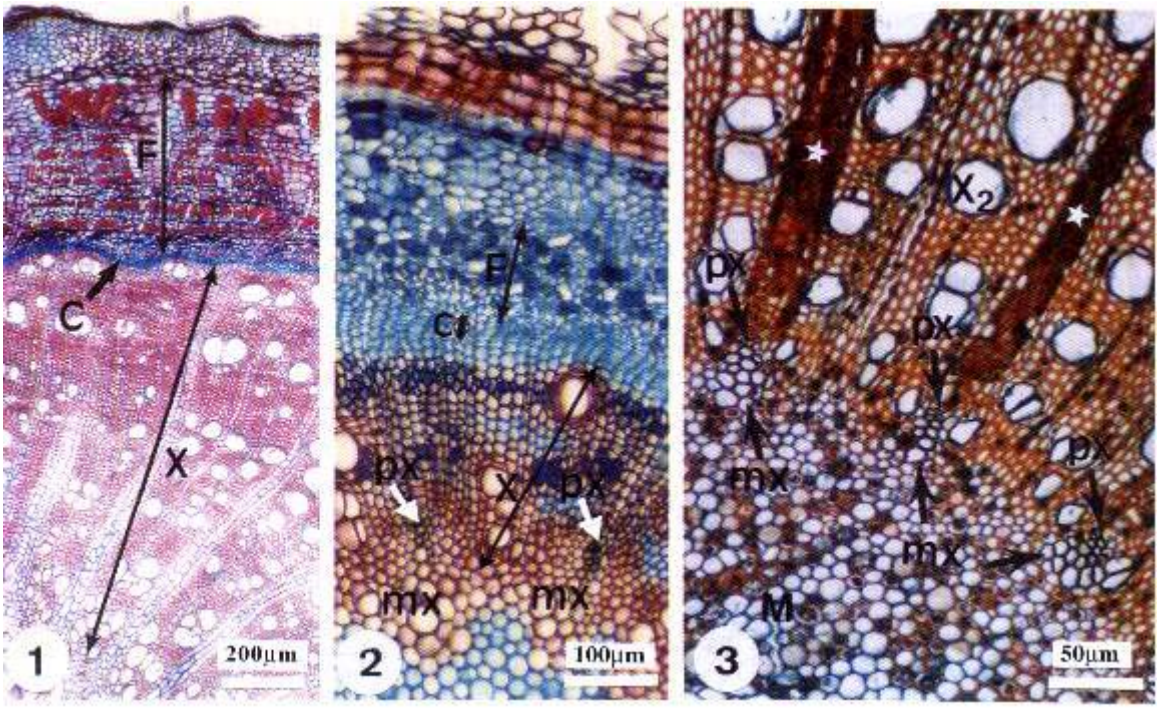
SOH, W.Y. Origin and development of cambial cells. In: IQBAL, M. (Ed.). **The vascular cambium.** New York: John Wiley & Sons, 1990. p. 37-62.

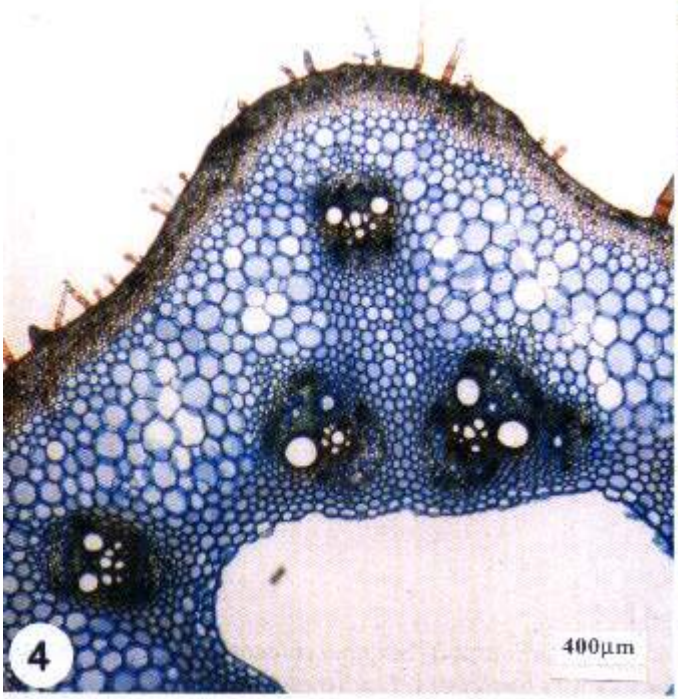
Figura 8.1 – Seção transversal do caule de louro-pardo *(Cordia trichotoma* - Boraginaceae), mostrando o câmbio entre o xilema e o floema secundários. (Foto: E. Amano e V. Angyalossy).

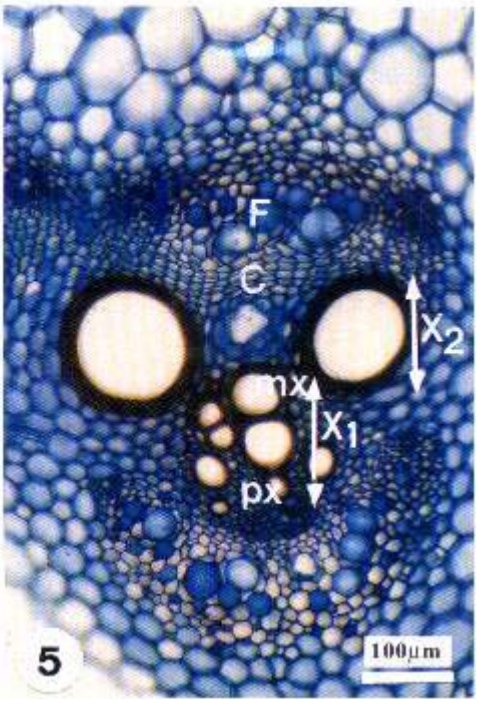
Figuras 8.2 e 8.3 – Seções transversais de raiz. 8.2 - Figueira (Ficus *elastica,* Moraceae), mostrando os pólos de protoxilema exarcos. 8.3. *Clusia criuva* – Cusiaceae, evidenciando-se os raios largos do xilema originados a partir do câmbio de origem pericíclica, situado em frente aos pólos de protoxilema. (Fotos: 8.2 - N. L. Menezes; 8.3 – K. Esemann de Quadros e V. Angyalossy).

Figuras 8.4 e 8.5 – Secoes transversais do caule jovern de aboboreira *(Cucurbita pepo* - Cucurbitaceae). 8.4 - Aspecto geral. 8.5 - Detalhe do crescimento secundário restrito ao feixe vascular.

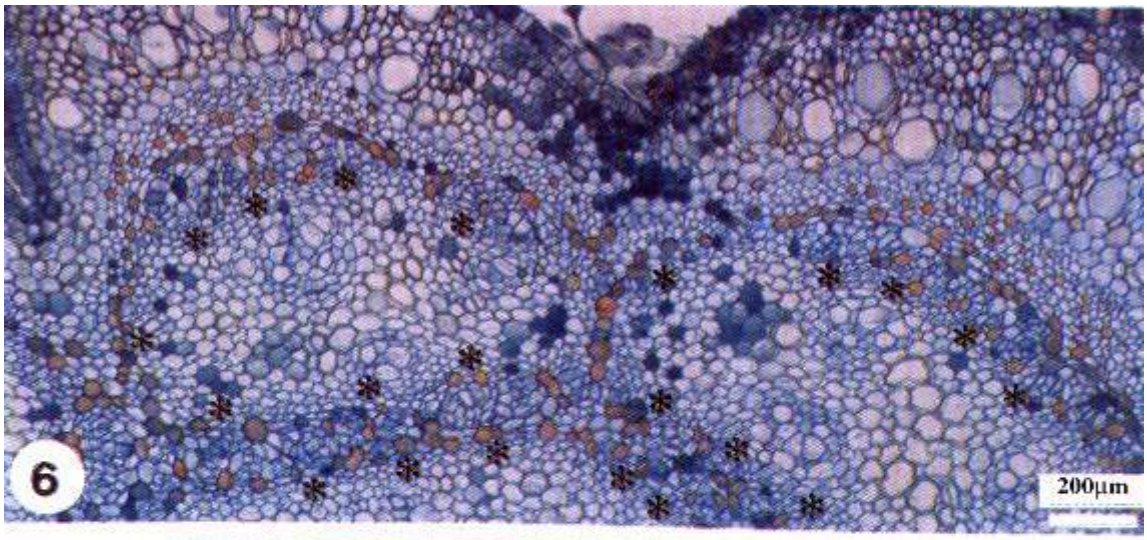
M = medula; X e X2 = xilema secundário; XI = xilema primário; C = câmbio; F = floema secundário; px = protoxilema; mx = metaxilema; (*) = raios xilemáticos largos.

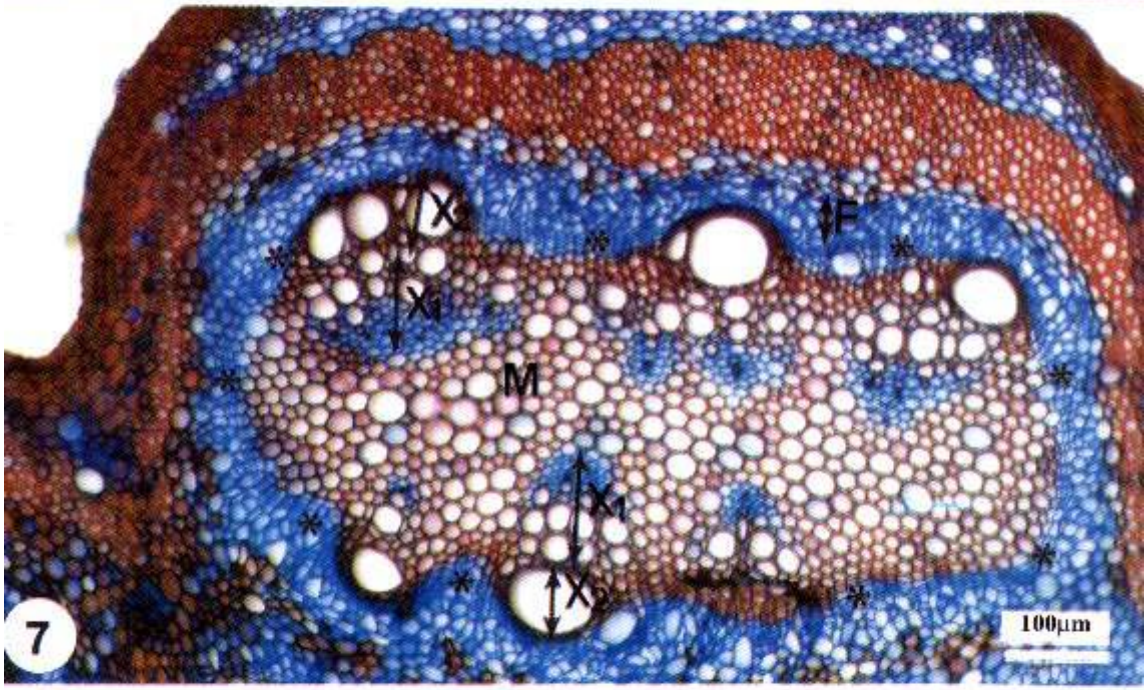

F
C
X
1
200µm
F
C
px
X
px
mx
mx
2
100µm
X2
px
px
mx
px
mx
M
3
50µm

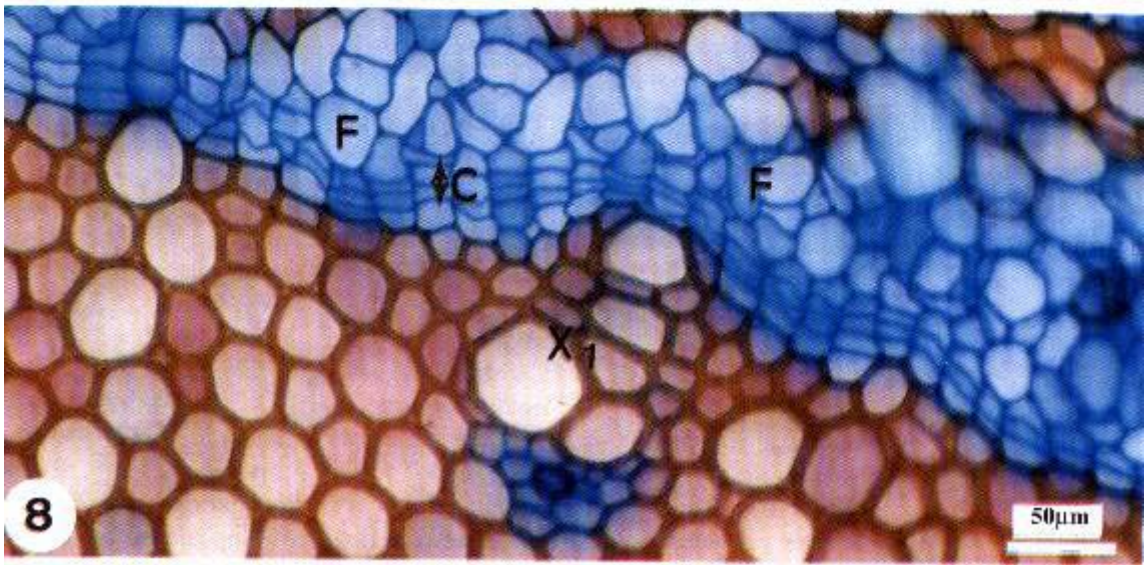

4
400µm


F
C
X2
mx
X1
px
5
100µm

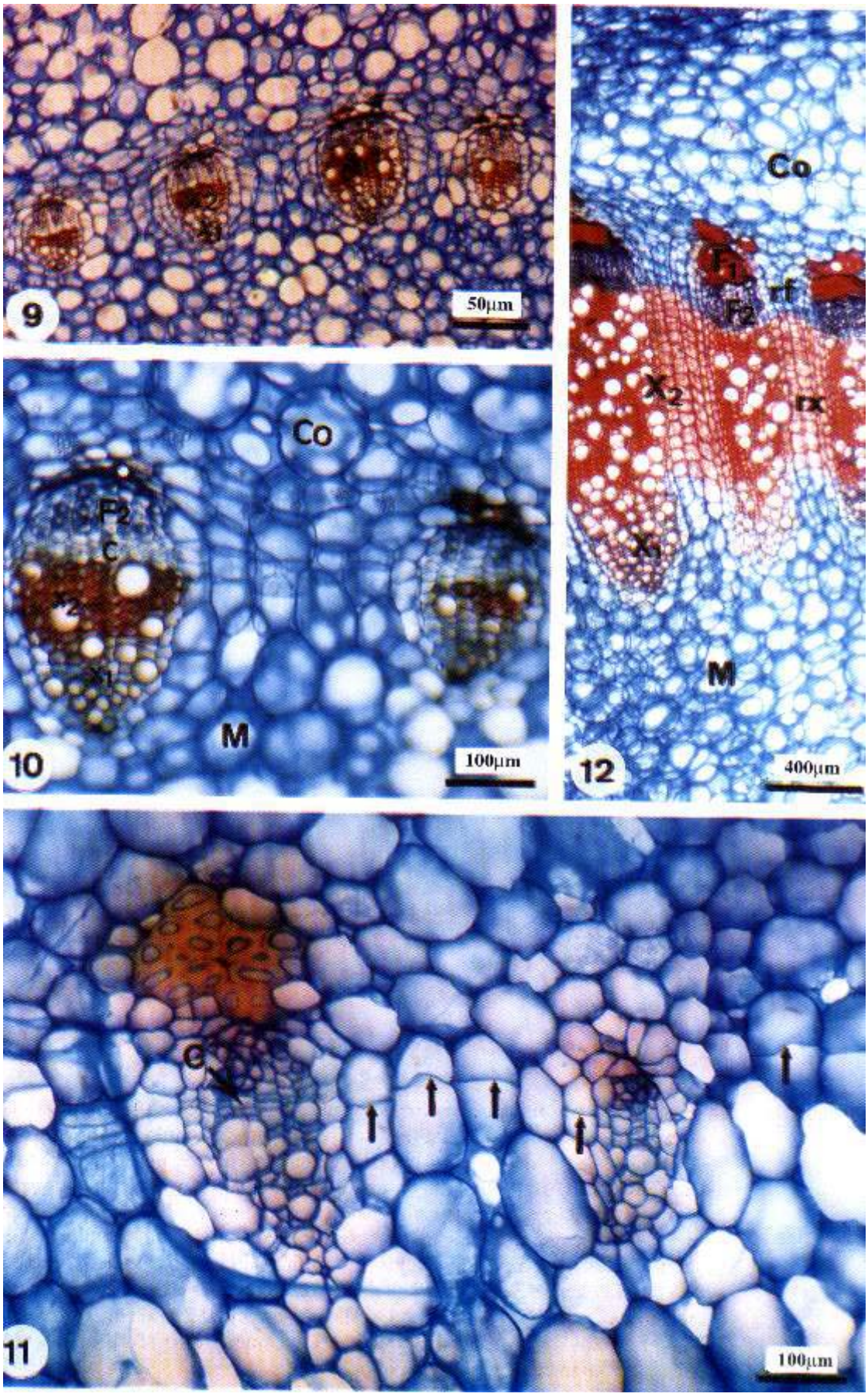
Figuras 8.6 a 8.8 – Seções transversais do caule de cipó-timbó (*Serjania caracasana* – Sapindaceae). 8.6 – Caule jovem; o procâmbio forma um cilindro contínuo (*). 8.7 – Câmbio cilíndrico (*) formado a partir do procâmbio cilíndrico. 8.8 – Detalhe do câmbio. M = medula; X1 = xilema primário; X2 = xilema secundário; C = câmbio; F = floema. (Fotos: N. Tamaio e V. Angyalossy).


6
200µm

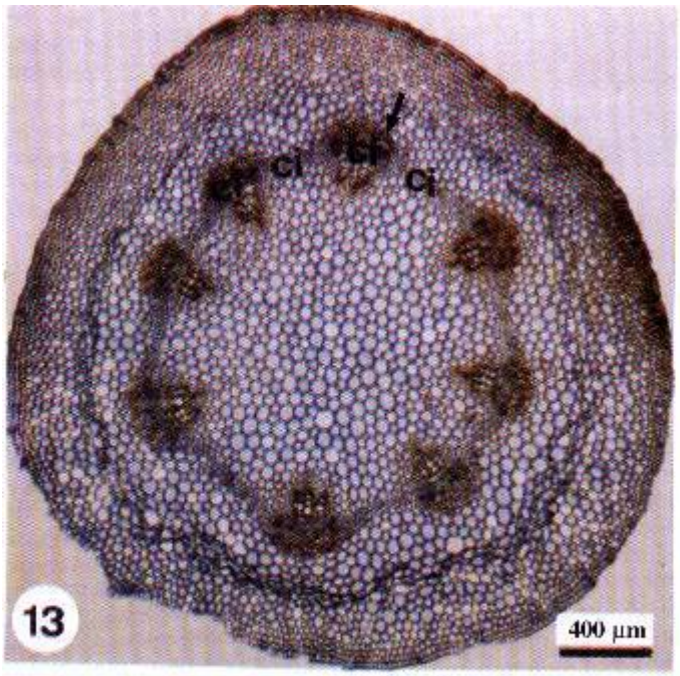

X2
X1
F
M
X1
X2
7
100µm

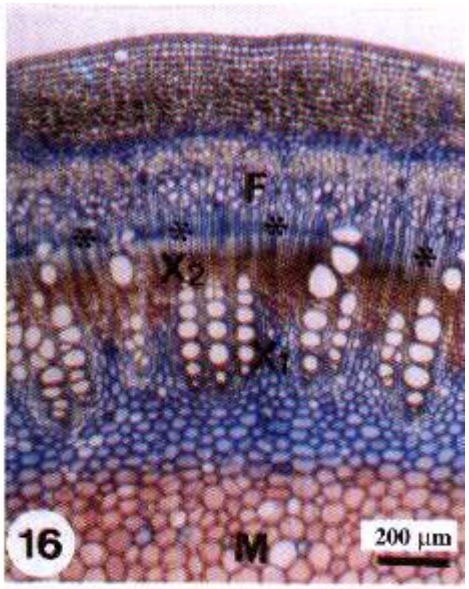

F
C
F
X1
8
50µm

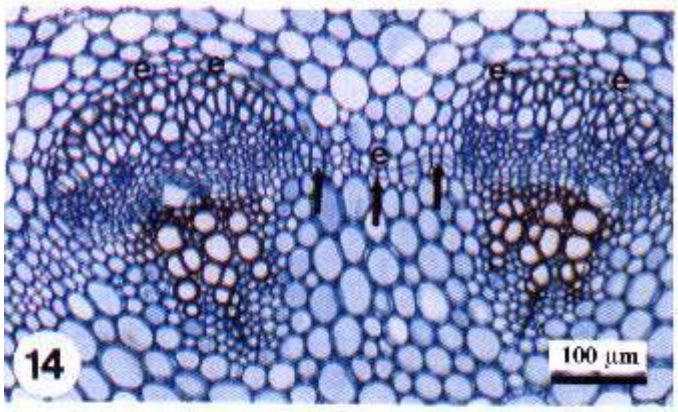
Figuras 8.9 a 8.12 – Seções transversais do caule. *Cipocereus crassisepalus,* Cactaceae. 8.9 – Crescimento secundário instalando-se nos feixes vasculares pela atividade do câmbio fascicular. 8.10 – Detalhe da foto anterior. 8.11 - Divisões das células interfasciculares, dando início ao câmbio interfascicular (seta). 8.12 - Câmbio interfascicular e fascicular com atividade diferenciada em que o câmbio interfascicular origina apenas os raios do xilema e do floema. M = medula; X1 = xilema primário; X2 = xilema secundário; C = câmbio; Fl = fibras do floema primário; F2 = floema secundário; (*) = floema primário colapsado; Co = córtex; rf = raio do floema; rx = raio do xilema. (Fotos: R Soffiatti e V Angyalossy).

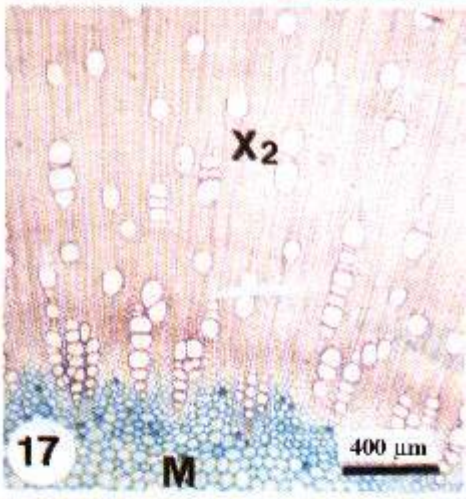

9
50µm
10
Co
P2
C
X2
X1
M
100µm
12
Co
F1
F2
rf
X2
rx
X1
M
400µm
11
C
100µm

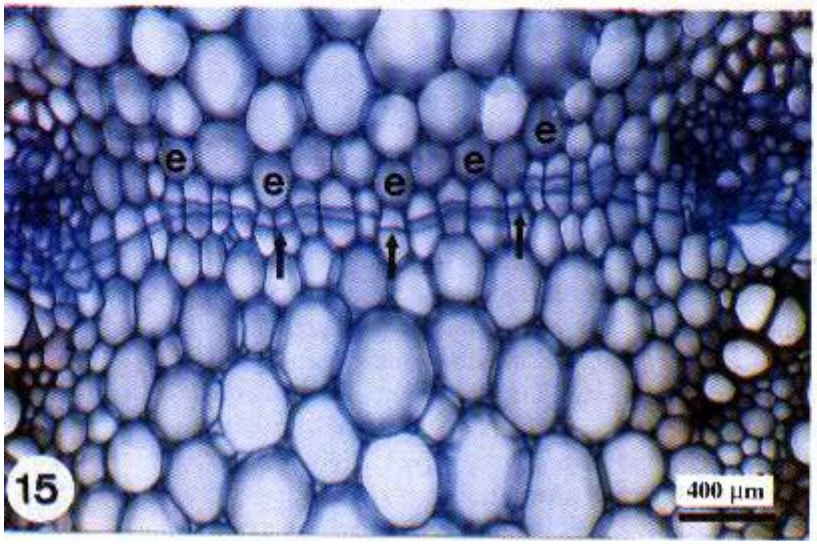
Figuras 8.13 a 8.18 – Seções transversais do caule de mamona *(Ricinus communis* - Euphorbiaceae). 8.13 – Câmbios fascicular e interfascicular em caule jovem. 8.14 e 8.15 – Detalhe do câmbio interfascicular de origem pericíclica (seta) e endoderme. 8.16 – Estádio mais desenvolvido com o câmbio vascular concêntrico originando xilema e floema secundários. 8.17 – Porção de xilema secundário formada pelo câmbio vascular, onde se observa a uniformidade do tecido xilemático, evidenciando a mesma atividade do câmbio fascicular e do interfascicular. 8.18 – Detalhe das células cambiais e do xilema e floema recém-formados. M = medula; X1 = xilema primário; X2 = xilema secundário; C = câmbio; F = floema secundário; (*) = câmbio; cf = câmbio fascicular; ci = câmbio interfascicular; e = endoderme.

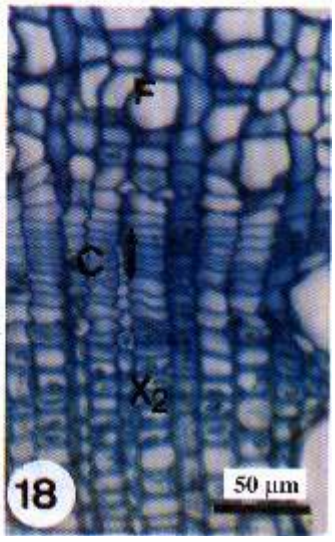

Ci
Ci
Ci
13
400 µm


F
X2
X1
16
M
200 µm

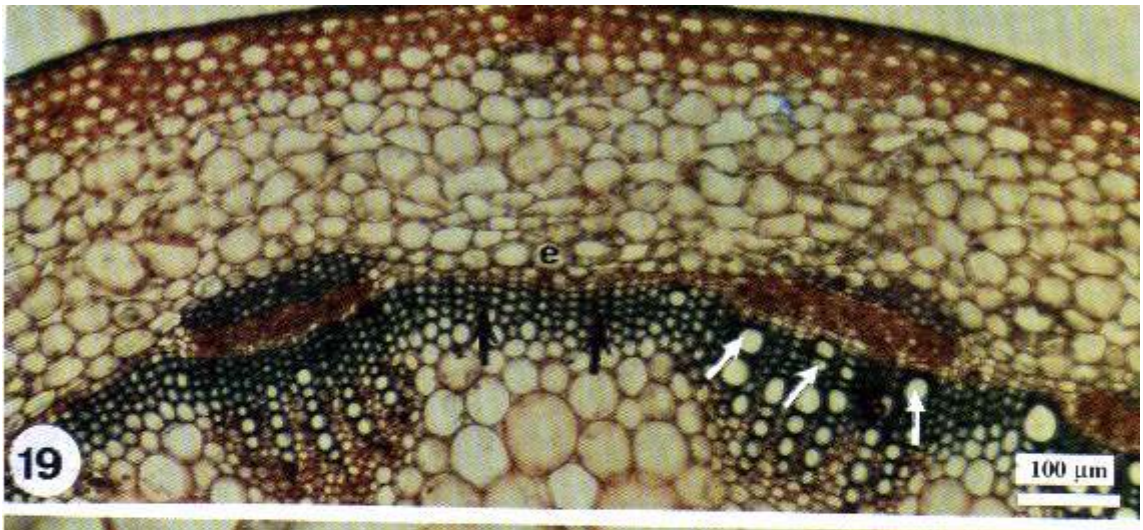

e
e
e
e
e
14
100 µm

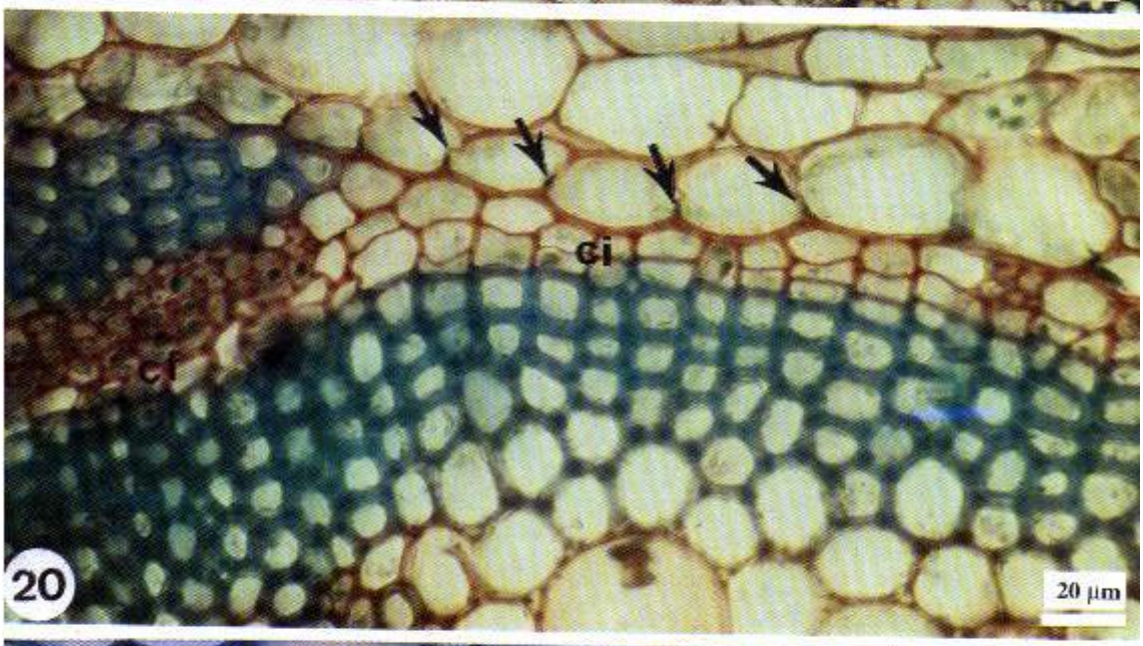

X2
17
M
400 µm

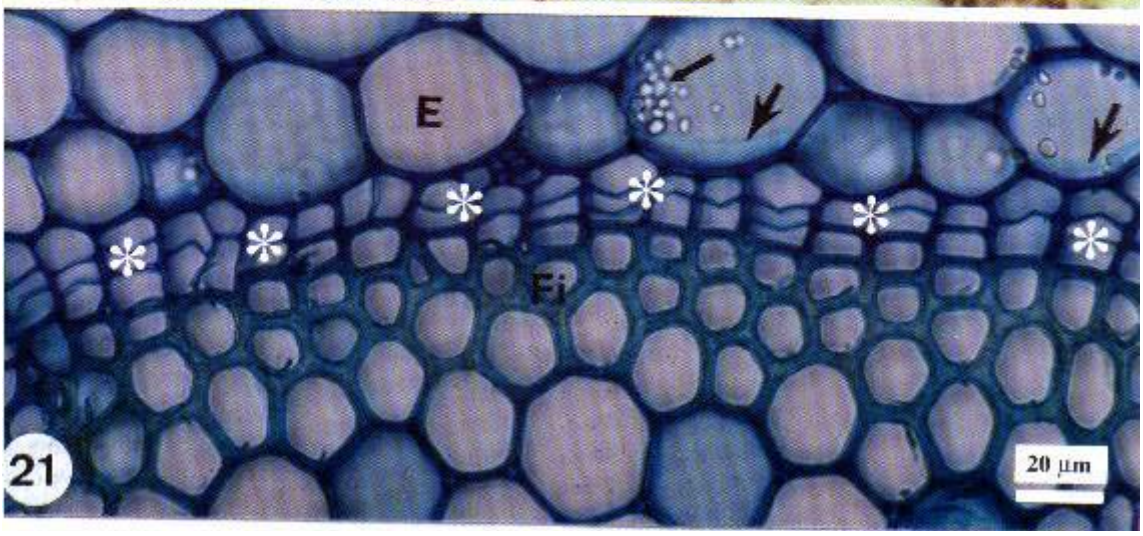

e
e
e
e
e
e
15
400 µm


F
C
X2
18
50 µm

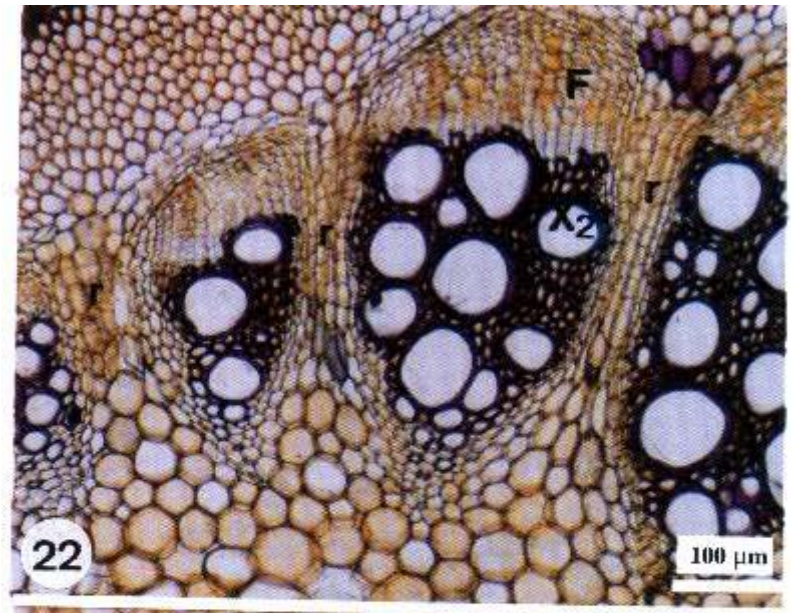
Figuras 8.19 a 8.21 – Secões transversais do caule de vedélia *(Sphagneticola trihbata* - Asteraceae). 8.19 – Atividade diferenciada do câmbio vascular: o câmbio interfascicular forma somente fibras (seta maior) e o câmbio fascicular forma elementos de vaso e fibras, em proporções similares (setas brancas). 8.20 – Detalhe da endoderme com estrias de Caspary (setas), e do câmbio interfascicular proveniente do periciclo. 8.21 – Detalhe da estria de Caspary (seta maior) e de amiloplastos (seta menor) nas células da endoderme. Câmbio interfascicular (*) originando apenas fibras (seta menor). ci = câmbio interfascicular; cf = câmbio fascicular; e = endoderme; Fi = fibras. (Fotos: N. L. Menezes).

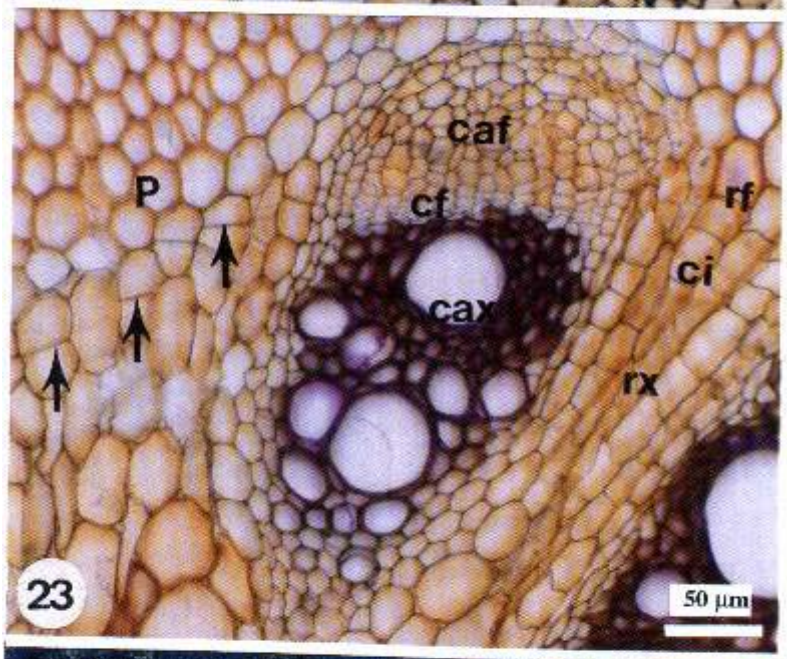

e
19
100 µm

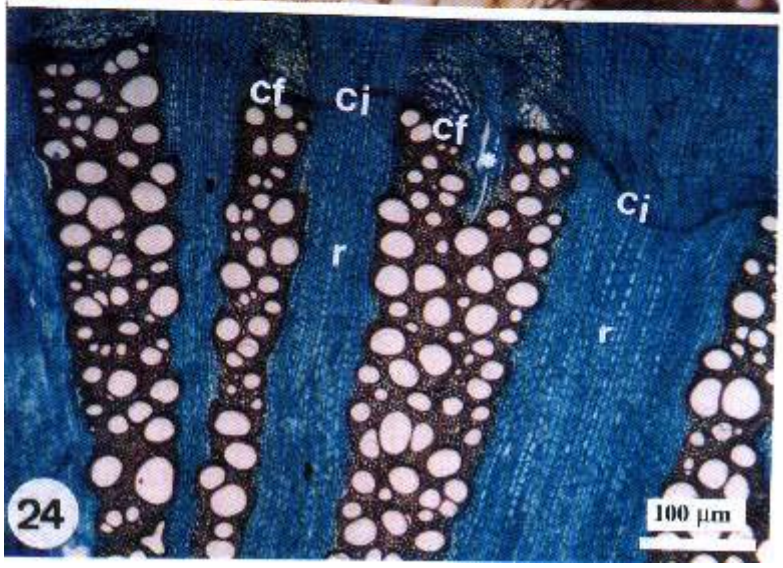

Ci
Ci
20
20 µm


E
Ei
21
20 µm

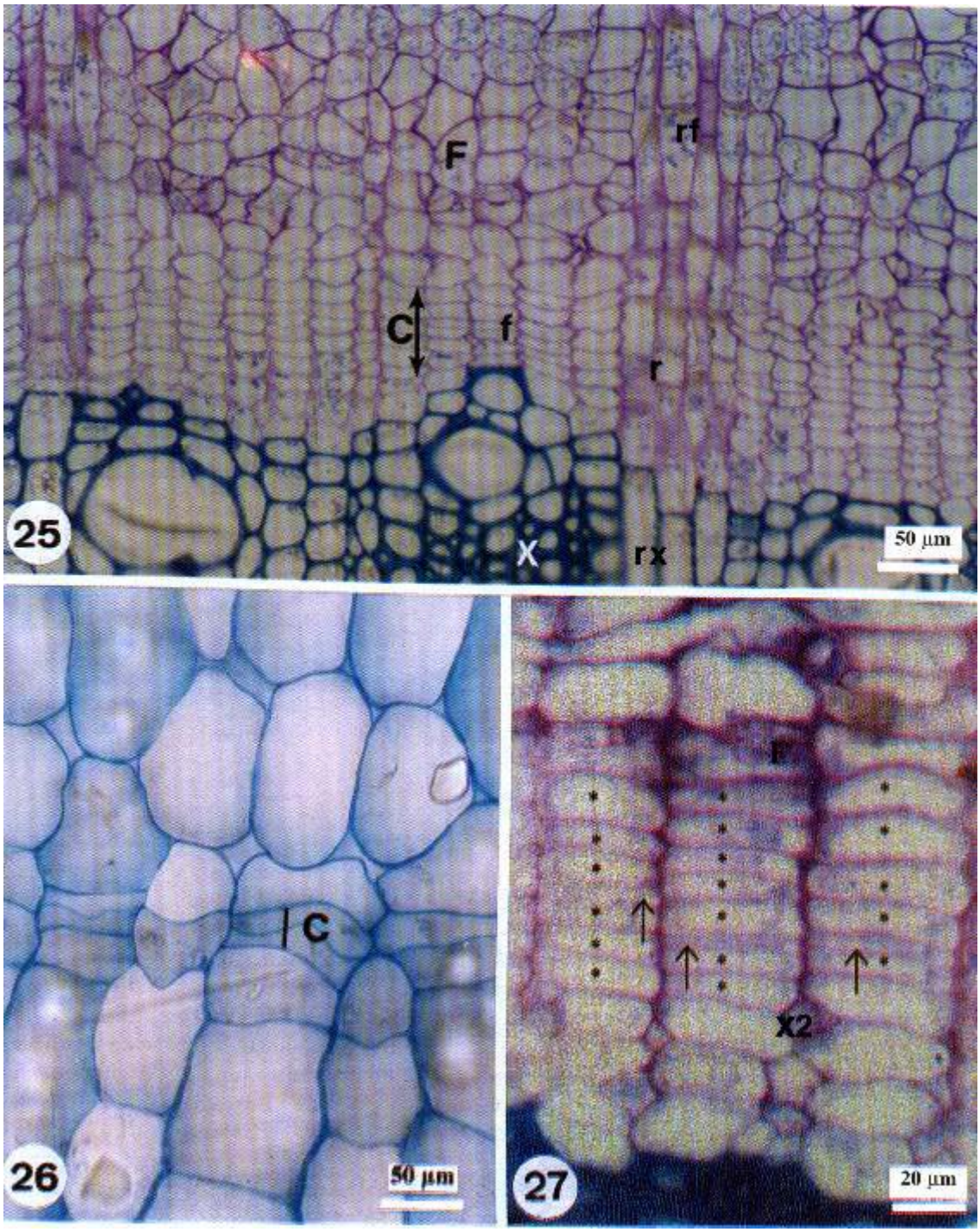
Figuras 8.22 a 8.24 – Seções transversais do caule de papo-de-peru *(Aristolochia* sp. – Aristolochiaceae). 8.22 – Aspecto geral. Atividade desigual do câmbio: câmbio interfascicular dando origem apenas aos raios e câmbio fascicular aos elementos axiais. 8.23 – Detalhe do início das divisões celulares na formação do câmbio interfascicular (setas). 8.24 – Caule adulto. Detalhe mostrando a formação de um novo raio (*). X2 = xilema secundário; F = floema secundário; r = raio original; rf = raio do floema; rx = raio do xilema; caf = células axiais do floema; cax = células axiais do xilema; cf = câmbio fascicular; ci = câmbio interfascicular; P = periciclo multisseriado.


F
r
r
r
X2
22
100 µm


Caf
P
cf
rf
ci
cax
rx
23
50 µm


cf
ci
cf
ci
r
r
24
100 µm

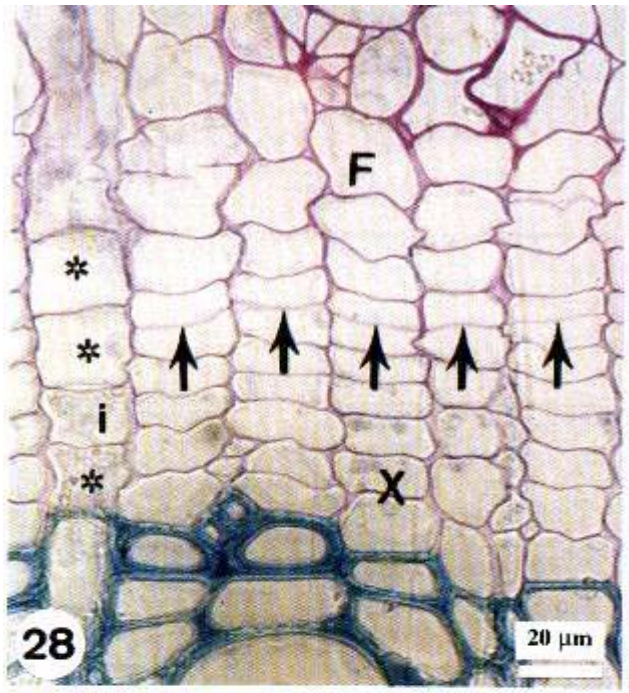
Figuras 8.25 a 8.27 – Seções transversais do caule. 8.25 – Pau-de-viola *(Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Células cambiais (fusiformes e radiais). 8.26 – *Klotzchia rhizophylla,* Umbeliferae. Câmbio com duas células de largura. 8.27 – Pau-de-viola *(Citharexylum* myrianthum – Verbenaceae). Detalhe do não-alinhamento das células iniciais (setas), das células derivadas (*) e do xilema e do floema em diferenciação. C = câmbio; f = células fusiformes; r = células radiais; X = xilema secundário diferenciado; X2 = xilema secundário em diferenciação; I = iniciais fusiformes; F = floema secundário em diferenciação. (Fotos 25 e 27: C. R. Marcati, V. Angyalossy; e 26: A. M. Yoshitake).

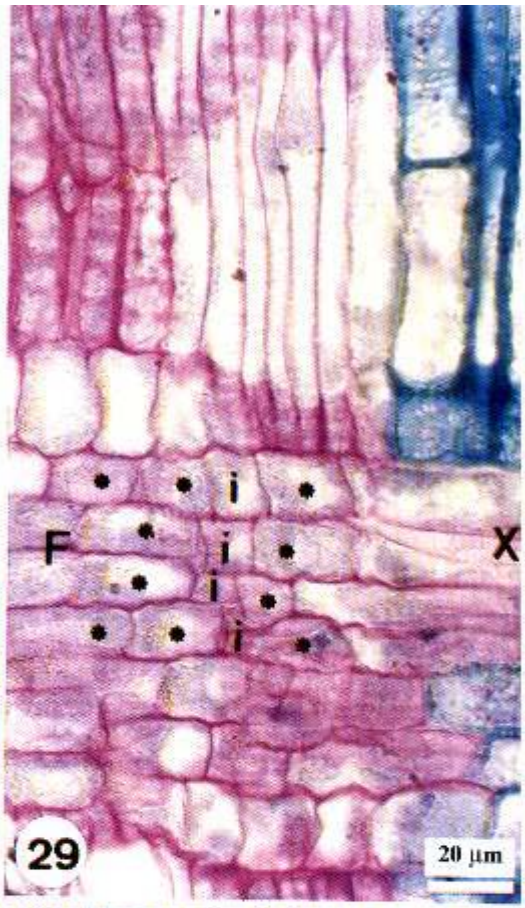

F
rf
C
f
r
25
X
rx
50 µm
C
26
50 µm
F
X2
27
20 µm

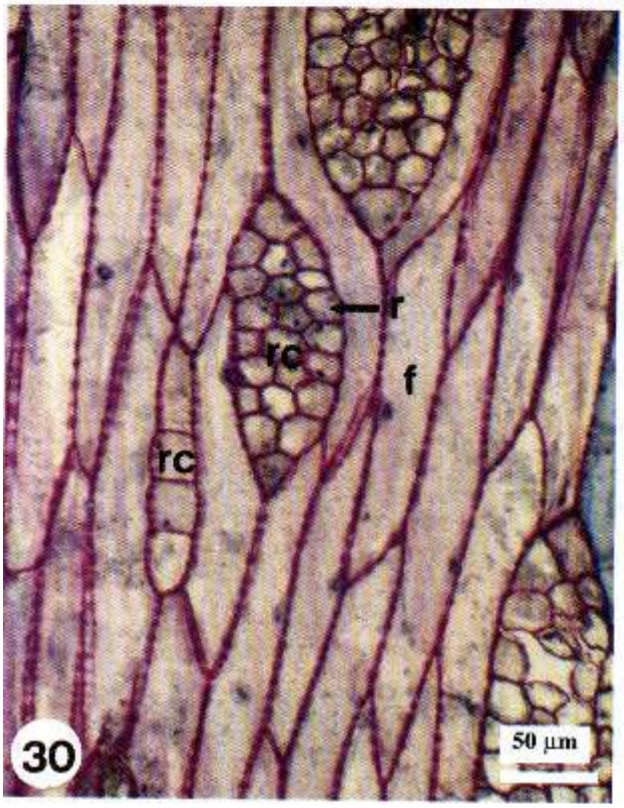
Figuras 8.28 a 8.30 – Seções do caule de pau-de-viola *(Citharexylum* myrianthum – Verbenaceae). 8.28 - Seção transversal. Detalhe do câmbio e do xilema e floema recém-formados. As setas indicam as paredes recém formadas pela divisão celular das células iniciais. Notam-se a inicial radial e as derivadas no raio. 8.29 - Seção longitudinal radial. Detalhe das iniciais radiais e dás derivadas do raio. 8.30 - Seção longitudinal tangencial na região do câmbio não-estratificado. Detalhe das células fusiformes e das radiais. Raios cambiais unisseriados e multisseriados presentes. (Fotos: C. R. Marcati e V Angyalossy).

Figura 8.31 – Seção longitudinal tangencial do caule de pau-brasil (*Caesalpinia echinata* - Leguminosae). Detalhe do câmbio estratificado.

rc = raio cambial; i = inicial radial; (*) = derivadas do raio; f = células fusiformes; X = xilema e F = floema.


F
i
X
28
20 µm


i
F
i
X
i
i
29
20 µm


r
rc
f
rc
30
50 µm

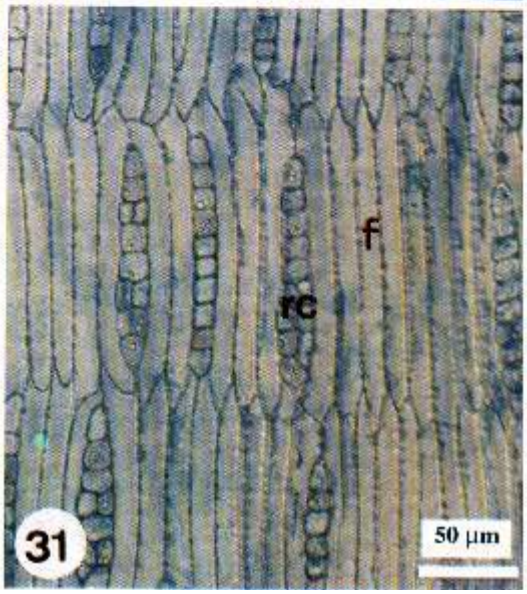
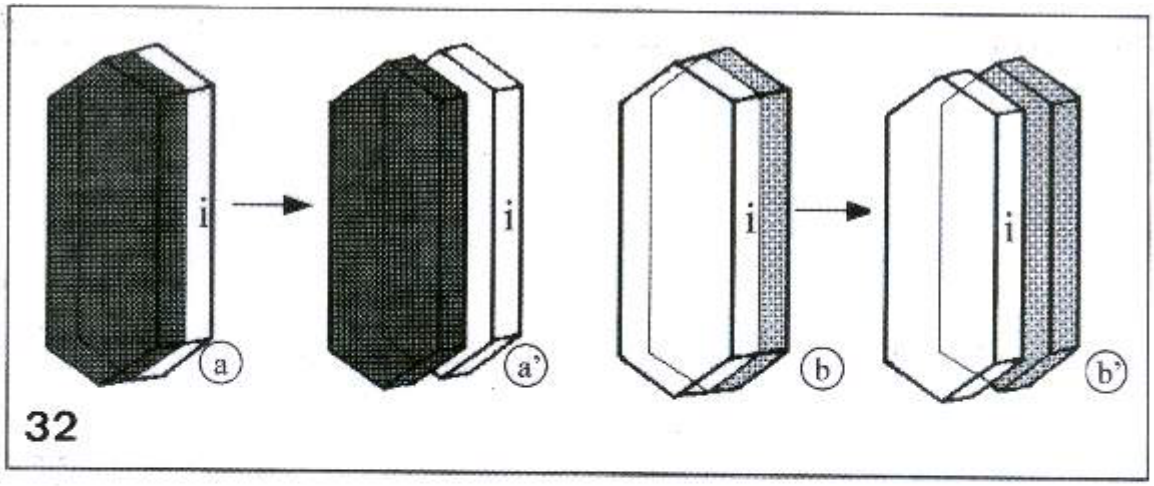

f
rc
31
50 µm

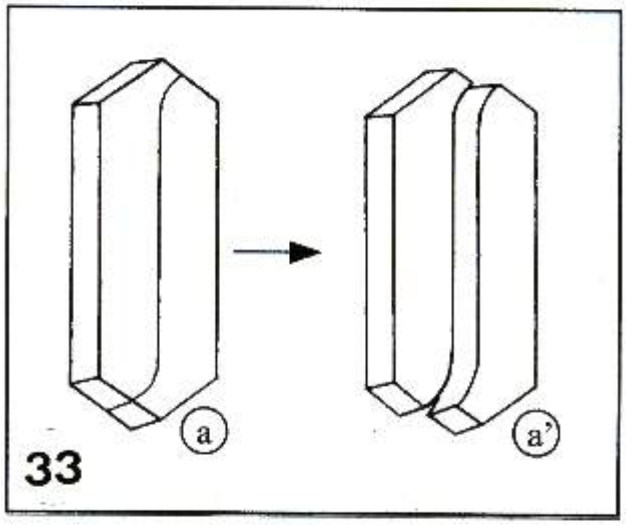
Figura 8.32 – Divisões periclinais de iniciais fusiformes. Esquema: a - a': divisão periclinal de uma inicial fusiforme originando uma derivada xilemática, isto é, uma célula-mãe do xilema, que dará origem a uma célula diferenciada do xilema secundário (ex.: elemento de vaso, ou fibra, ou parênquima axial), b - b': divisão periclinal de uma inicial fusiforme, originando uma derivada floemática, isto é, uma célula-mãe do floema, que dará origem a uma célula diferenciada do floema secundário (ex.: elemento de tubo crivado ou fibra ou parênquima axial), i = inicial.

Figuras 8.33 e 8.34 – Divisões anticlinais de iniciais cambiais. Esquemas: 8.33 (a - a') - Divisão anticlinal radial, dando origem a duas células de igual tamanho e dispostas lado a lado. 8.34 – Divisões anticlinais pseudotransversais (tracejado).

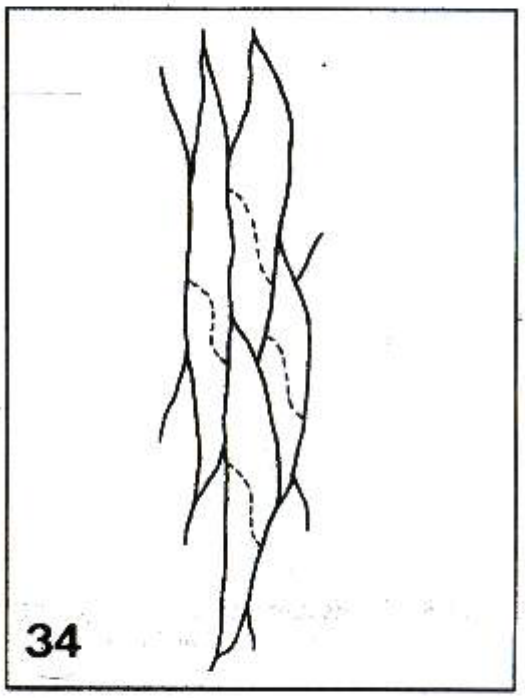
Figuras 8.35 e 8.36 – Seções transversais do caule de cedro *(Cedrela fissilis* – Meliaceae). 8.35 – Câmbio; parede anticlinal sendo formada (seta). 8.36 – Detalhe. (Foto: C. R. Marcati e V. Angyalossy).



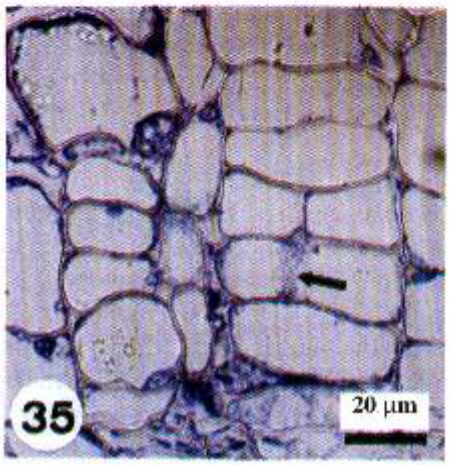
32



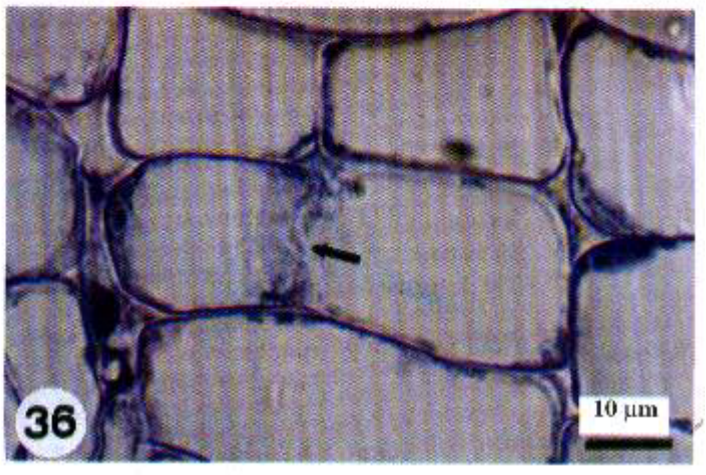
33



34



35



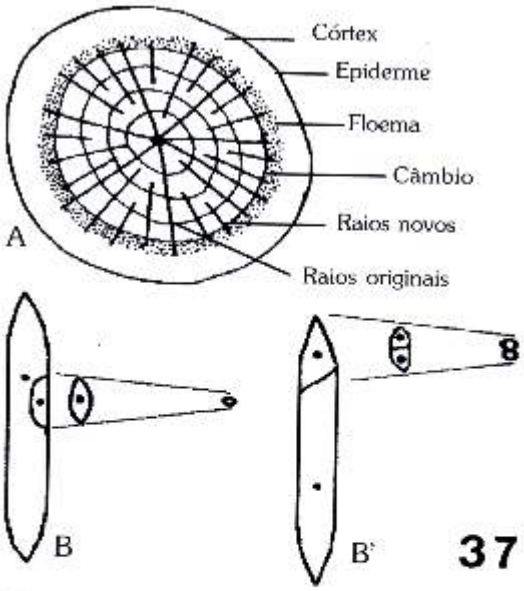
36

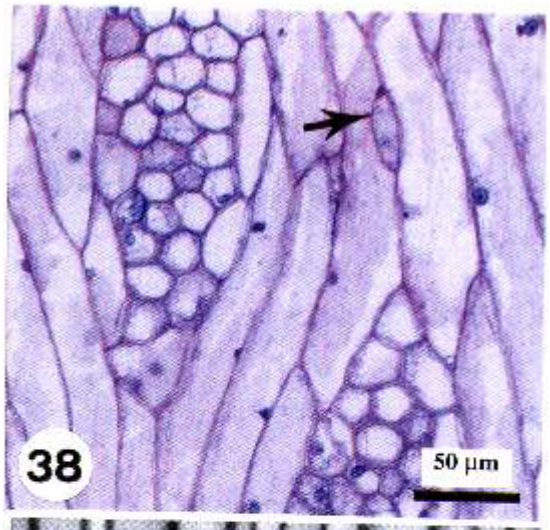
Figura 8.37 – Esquemas: A – Seção transversal de caule mostrando os raios originais e os raios novos. B - Célula radial formada a partir de divisão anticlinal na porção mediana da célula fusiforme. B' - Células radiais formadas a partir de divisão anticlinal na extremidade da célula fusiforme.

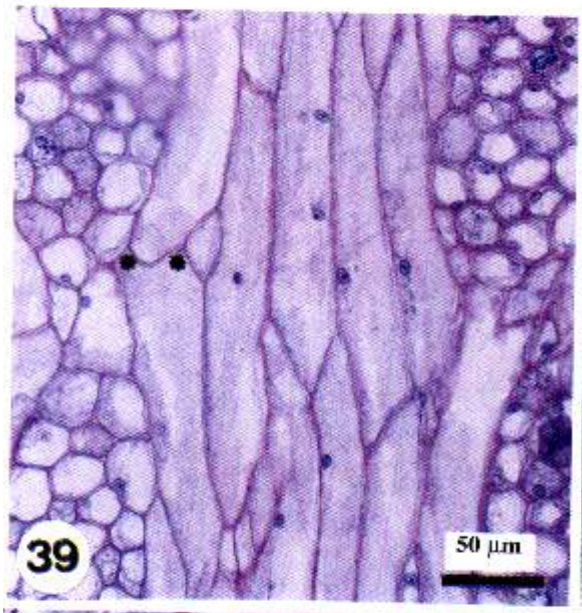
Figuras 8.38 e 8.39 – Seções longitudinais tangenciais do caule de pau-de-viola *(Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Detalhe do câmbio. 8.38 – Celula radial formada por divisão na porção mediana da célula fusiforme (seta). 8.39 – Início de crescimento intrusivo da célula (*). (Fotos: C. R. Marcati e V. Angyalossy).

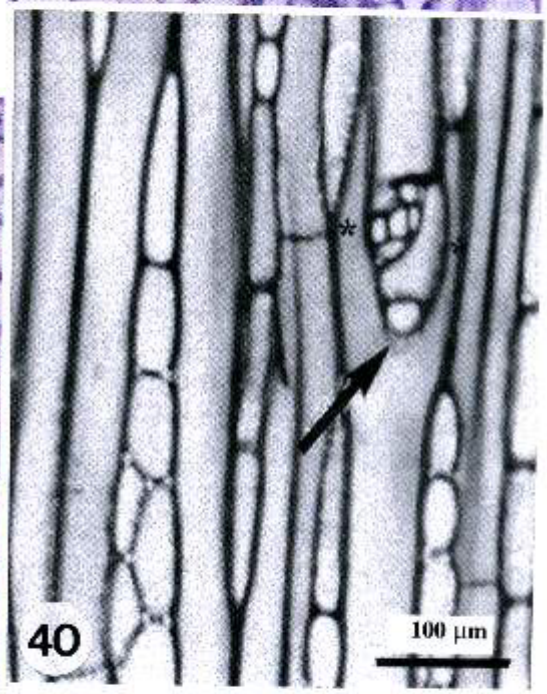
Figura 8.40 – Seção longitudinal tangencial do caule de *Alchornea triplineruia* - Euphorbiaceae. Xilema secundário. Detalhe de crescimento intrusivo evidenciando uma fibra bifurcada (seta), formando duas extremidades (*). (Foto: C. L. Dias-Leme e V. Angyalossy).

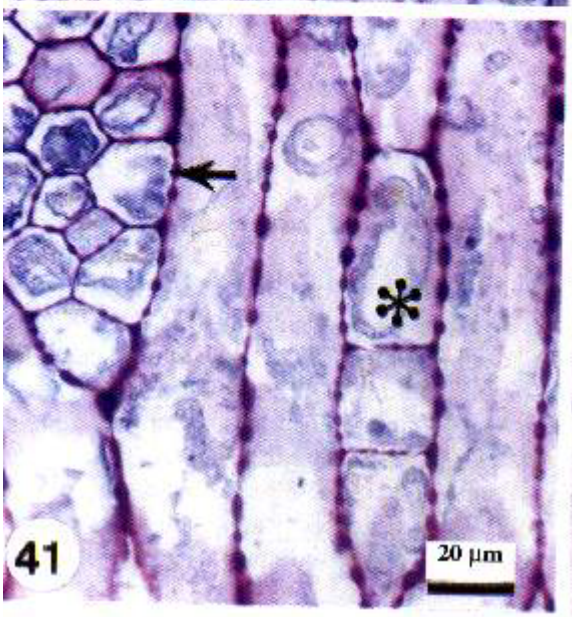
Figuras 8.41 e 8.42 – Seção longitudinal tangencial do caule de pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Detalhe do câmbio. 8.41 – Dois tipos de raios: raio proveniente de inicial fusiforme (*) e raio proveniente de iniciais radiais (seta). 8.42 – Parede recém-formada por divisão anticlinal em célula radial (seta). (Fotos: C. R. Marcati e V. Angyalossy).

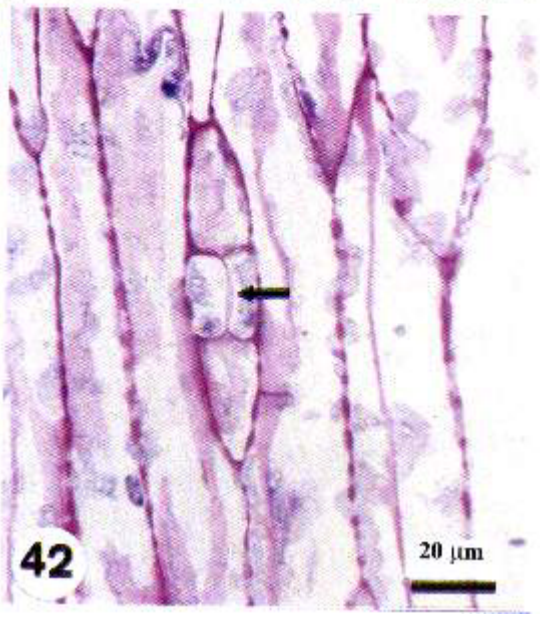

Córtex
Epiderme
Floema
Câmbio
Raios novos
Raios originais
A
B
B'
37


38
50 µm

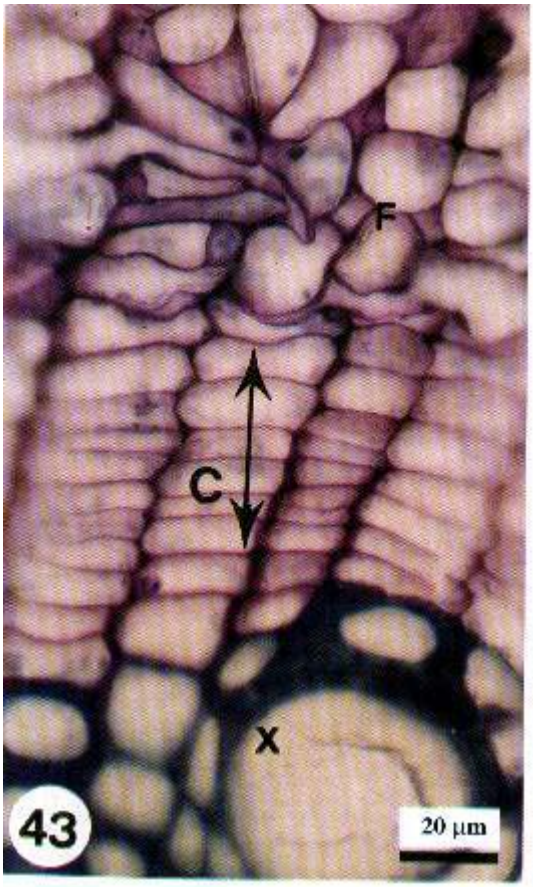

39
50 µm

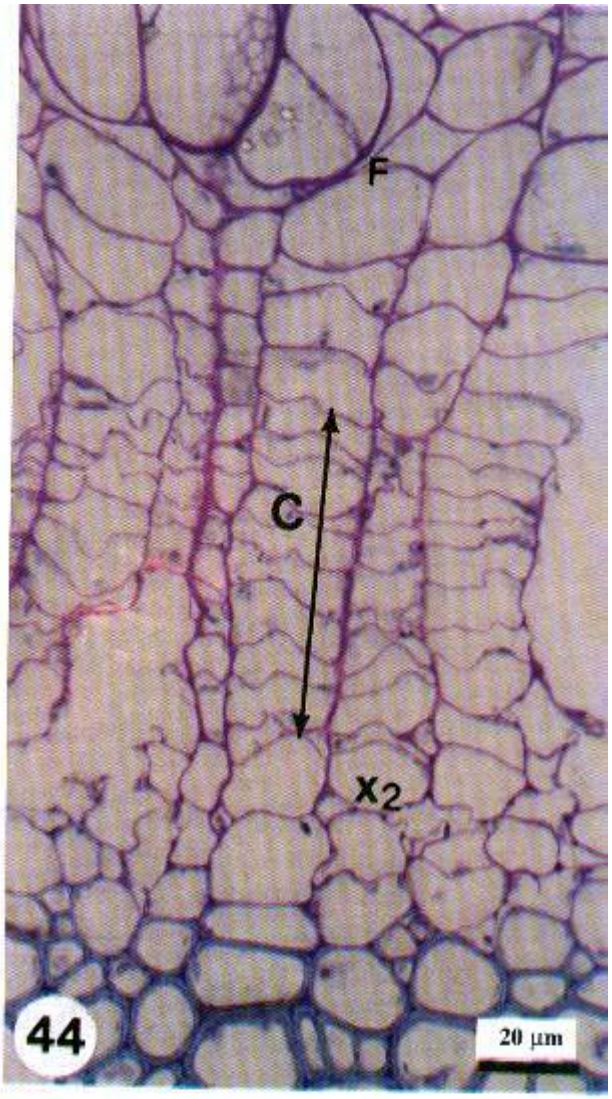

40
100 µm


41
20 µm

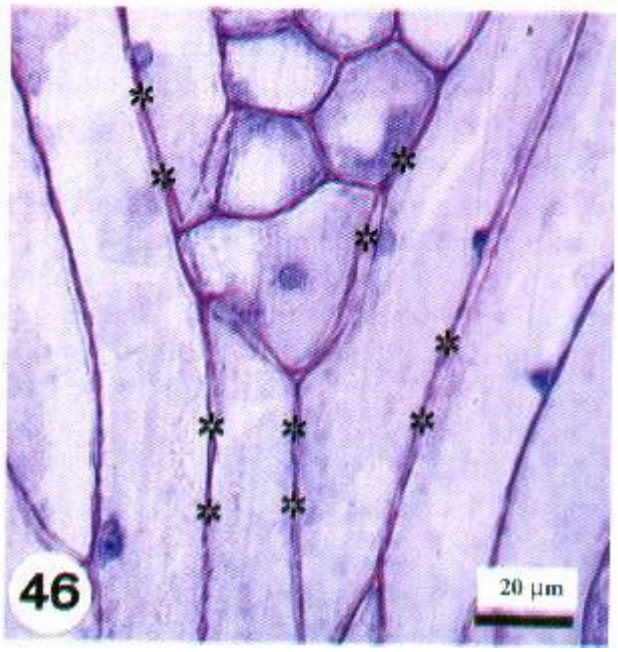

42
20 µm

Figuras 8.43 a 8.46 – Caule de pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Detalhe do câmbio. 8.43 e 8.44. Seções transversais. 8.43 – Câmbio inativo. 8.44 – Câmbio ativo. 8.45 e 8.46 – Seções longitudinais tangenciais. 8.45 – Parede das células cambiais, fusiformes e radiais, com a aparência de contas de rosário, em que se notam as depressões, que são os campos de pontoação primária (setas menores), e um raio novo formado a partir da divisão anticlinal de uma inicial fusiforme (seta maior). 8.46 – Parede lisa das células cambiais, fusiformes e radiais (*). C = câmbio; F = floema secundário em diferenciação; X = xilema secundário em diferenciação; X2 = xilema secundário; r = raio. (Fotos: C. R. Marcati e V. Angyalossy).


F
C
x
43
20 µm


F
C
x2
44
20 µm

r
45
20 µm


46
20 µm

Capítulo 9

Periderme

Solange C. Mazzoni-Viveiros[1]
Cecília Gonçalves Costa[2]

A periderme se desenvolve na planta como tecido de proteção e tecido de cicatrização. No primeiro caso, em caules e raízes com crescimento secundário e em frutos e catafilos ou escamas que protegem gemas do frio. No segundo caso, em superfícies ex-postas por necrose, ferimento, ataque de parasitas, enxertia ou abscisão de folhas, galhos ou frutos. A periderme pode, então, ser definida como o conjunto de tecidos de revestimento de origem secundaria. Em adição ao crescimento primário, no caule e na raiz, pode ocorrer um crescimento em espessura (crescimento secundário), que resulta da atividade do cambio. Com a produção de tecido vascular secundário, ha um aumento continue do diâmetro do órgão e o tecido de revestimento primário – a epiderme - e substituído pelo secundário - a periderme - que acompanha esse crescimento. Os tecidos vasculares secundários e a periderme passam a constituir, assim, o corpo secundário das gimnospermas, das dicotiledôneas - lenhosas e algumas herbáceas e trepadeiras - e de algumas monocotiledôneas.

A periderme nao deve ser confundida com casca ou ritidoma (Richter et al., 1996). O termo casca se refere ao conjunto de tecidos situados externamente ao cambio, podendo envolver tecidos de origem primaria e secundaria. Ritidoma, por sua vez, e o termo utilizado para o conjunto de tecidos mortos, externos a ultima periderme formada, consistindo de peridermes seqüenciais e de tecidos por elas englobados, incluindo freqüentemente tecidos de origem primaria (Fig. 9.1 e 9.14).

[1] Setor de Anatomia e Morfologia da Madeira, Instituto de Botânica, Cx. Postal 4005. 01061-970 São Paulo, SP
[2] Laboratório de Botânica Estrutural, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 22460-030 Rio de Janeiro, RJ.

Estrutura

A periderme é composta pelo felema, ou súber, pelo felogênio e pela feloderme. 0 felogênio constitui o tecido meristemático, de origem secundaria, que produz felema centrifugamente e feloderme centripetamente (Figs. 9.2 a 9.7).

Felogênio

O felogênio difere do cambio por conter somente um tipo de célula meristemática de origem secundaria. Em seção transversal, tal célula apresenta forma retangular achatada radialmente e arranjo compacto (Figs. 9.2 a 9.5). Em seção longitudinal, essas células podem ter aspecto retangular ou poligonal, podendo apresentar certa irregularidade (Fig. 9.8).

Normalmente, as células do felogênio são unifaciais, ou seja, ocorrem apenas centrifugamente, dando origem ao felema, ou súber. Em alguns casos, são bifaciais, produzindo o felema e algumas poucas camadas de células de feloderme, centripetamente (Figs. 9.5 e 9.6). A instalação e atividade do felogênio podem variar de acordo com a planta, nos diferentes orgaos de uma mesma planta e, ainda, em diferentes áreas de um mesmo órgão (Figs. 9.2 a 9.5).

O felogênio, na maioria das plantas, e ativo somente uma vez, enquanto em alguns casos pode ser reativado, passando por dois ou mais períodos de atividade. O tempo de atividade e a produção do felogênio variam bastante (Figs. 9.4 e 9.5). Quando o felogênio permanece ativo durante muito tempo, suas células se dividem anticlinalmente, produzindo uma camada tangencial contínua de células que acompanha o crescimento em espessura do órgão. Em alguns caules, como os de macieira (*Malus sylvestris* Mill – Rosaceae) e pereira (*Pyrus communis* L - Rosaceae), o primeiro felogênio pode permanecer ativo por mais de 20 anos.

Felema

O felema, súber ou cortiça, e composto por células que variam em forma. Essas podem ser retangulares, quadradas, arredondadas ou em paliçada na seção transversal (Figs. 9.5 a 9.7); irregulares na seção longitudinal; as vezes alongadas tanto no sentido tangencial quanto no radial (Figs. 9.8 e 9.10). O arranjo de suas células e compacto, sem espaços intercelulares, e elas *se* caracterizam pela suberização de suas paredes e morte do protoplasma na maturidade (Figs. 9.6 e 9.11). As paredes das células variam em espessura, com o espessamento podendo ser uniforme em todas as paredes da célula ou adquirindo a forma de U, voltado para o lado externo ou interne do órgão, o que depende de o espessamento ocorrer somente nas paredes tangenciais internas ou externas. As células do felema, normalmente, são desprovidas de conteúdo visível, porem em alguns casos e possível observar acúmulo de conteúdo resinoso ou de compostos fenólicos (Figs. 9.8 e 9.9). Em *Cecropia glazioui* Snethl. (Cecropiaceae), conhecida como embaúba, por exemplo, a periderme apresenta camadas externas persistentes, espessamento das paredes celulares uniforme e compostos fenólicos em quantidade variável em todos os estratos do felema.

Em algumas plantas, o felema apresenta células cujas paredes em vez de suberizadas são lignificadas, chamadas de células felóides. Aparecem intercaladas com aquelas em que a suberização ocorre, apresentando desde paredes delgadas ate espessas. As vezes dão origem a esclereide.

Entre as Leguminosae do cerrado do Brasil Central, o felema se mostra bastante diversificado. No barbatimão *(Dimorphandra mollis* Benth. – Caesalpinioideae), o felema e regular, com células tabulares cujas paredes tangenciais são espessas (Fig. 9.6). Ja no tamboril, ou orelha-de-macaco *(Enterolobium contortisiliquum* (Veil.) Morong – Mimosoideae), as células de formato tabular alternam com outras mais altas e estreitas que encerram compostos fenólicos (Fig. 9.9).

O felema maduro, pela natureza química do deposito nas paredes de suas células e pela quantidade de camadas celulares que permanece na planta, e o tecido de proteção do órgão.

Feloderme

A feloderme consiste de células parenquimáticas ativas, semelhantes ao parênquima cortical. Normalmente, e constituída de apenas uma camada de células ou de, no máximo, três ou quatro camadas (Figs. 9.3, 9.6 e 9.7). Raramente e representada por maior número de camadas, como em *Vochysia elliptica* Mart. – Vochysiaceae (Fig. 9.5).

Devido a sua semelhança com as células parenquimáticas, as celulas da feloderme distingem-se das demais pelo seu alinhamento com as celulas do felogenio (Figs. 9.3 a 9.6).

Os componentes celulares da feloderme podem desempenhar diferentes funçõs. Alguns contem cloroplastos e contribuem com a capacidade fotossintética da planta, outros produzem compostos fenolicos, formando estruturas secretoras, ou ainda originam esclereídes (Fig. 9.11).

Lenticelas

As células da periderme apresentam-se geralmente em arranjo compacto, exceto nas áreas das lenticelas, que são extensões limitadas caracterizadas pelo aumento de espaços intercelulares e compostas pelo felogênio da lenticela, pelo tecido de enchimento e pela feloderme da lenticela (Richter et al., 1996).

Denomina-se felogênio da lenticela o segmento do felogênio de arranjo menos compacto e com atividade mais intensa, originando centrifugamente o tecido de enchimento e centripetamente a feloderme da lenticela. Devido ao aumento de espaços intercelulares, o tecido de enchimento da lenticela e composto por células de arranjo frouxo, o que as diferencia das células do felema (Fig. 9.12 e 9.13).

A formação de lenticelas pode ocorrer concomitantemente com o desenvolvimento da primeira periderme, ou um pouco depois, e o tempo necessário para isso varia conforme as diferentes espécies. Normalmente, as lenticelas da primeira periderme se formam a partir de células localizadas abaixo de um estômato ou de um grupo de estômatos da epiderme.

Em razão da presença de suberina nas paredes de suas células, a periderme e impermeável a água e gases. Assim, a aeração dos tecidos internes de raízes aéreas. caules e frutos e feita através das lenticelas, ricas em espaços intercelulares.

Em plantas em que a primeira periderme permanece no órgão durante muito tempo, as lenticelas podem ser ativas por muitos anos; nas plantas com peridermes seqüenciais, as lenticelas, alem de apresentarem menores dimensões, têm curto tempo de atividade.

Nas dicotiledôneas foram descritos três tipos de lenticelas com diferentes graus de especialização (Wutz, 1955, citado por Esau, 1977). O mais simples apresenta um tecido de enchimento composto de células suberizadas, que podem se organizar em camadas anuais de crescimento. Essas camadas são constituídas por camadas de células com arranjo mais frouxo e paredes delgadas. que se tornam inicialmente, e camadas de células com arranjo mais compacto e paredes espessas, que surgem posteriormente. Esse tipo pode ser observado em algumas espécies dos gêneros *Liriodendron, Magnolia, Malus, Populus,* Pyrus, *Salix.* Em espécies dos gêneros *Fraxinus, Quercus, Sambucus e Tilia* observa-se o segundo tipo, em que a massa de tecido de enchimento, nao-suberizado de arranjo frouxo, e substituída no fim da estação por células suberizadas de arranjo mais compacto. O terceiro tipo apresenta o tecido de enchimento estratificado, com varias camadas de tecido frouxo nao-suberizado alternando-se com uma camada de células de disposição mais compacta e com paredes suberizadas - camada de oclusão -, que mantém unidas as camadas de tecido frouxo dispostas internamente. A camada de oclusão, ou de fechamento, pode ser formada por uma ou mais células de espessura, rompendo-se sucessivamente em decorrência da multiplicação contínua das células e, assim, sendo substituída pela camada de oclusão mais interna, originada mais recentemente. Esse ultimo tipo pode ser observado em espécies de *Betula, Fagus, Prunus e Robinia.*

Desenvolvimento

A formação da periderme esta relacionada não só com a idade do órgão, mas também com as condições ambientais e com possíveis lesões na superfície do órgão.

Em caules *e* raízes, as primeiras peridermes aparecem geralmente em seu primeiro ano de crescimento *e se* formam de maneira uniforme ao redor da circunferência do órgão. Nos caules, a primeira periderme se origina, em geral, de camadas subepidérmicas ou, mais raramente, da epiderme ou de camadas mais profundas do órgão, como o floema primário. Em *Vochysia elliptica* Mart. – Vochysiaceae (Fig. 9.5) e *Miconia ferruginea* D.C. - Melastomataceae (Fig. 9.4), a periderme se instala nas camadas corticais internas dos ramos jovens de um e dois anos, respectivamente. Nas raízes, a primeira periderme se origina do periciclo ou, ocasionalmente, de camadas mais superficiais do cortex. No limoeiro-do-campo, ou benjoeiro-do-cerrado *(Sfyrax ferrugineus* Nees et Mart. – Styracaceae), por exemplo, o felogenio, na raiz, instala-se no periciclo, enquanto no caule se instala no floema primário, na camada de células interna as fibroesclerefdes periciclicas. Em algumas raízes, porem, a periderme pode se originar na exoderme ou, simultaneamente, na exoderme e na camada cortical subjacente a esta, como nas raízes subterrâneas de *Marcgrauia polyantha* Delp. (Marcgraviaceae), uma trepadeira da Mata Atlântica (Figs. 9.2 e 9.3). Em *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker (Compositae) e *Plumeriopsis ahouai* (L.) Rusby et Woodson –

Apocynaceae, a periderme se instala em camadas superficiais do órgão radicular. Nesses casos, o córtex radicular funciona, quase sempre, como tecido de reserva de amido.

Em raízes e caules subterrâneos de espécies de Rosaceae, Myrtaceae, Onagraceae, dentre outras, pode ocorrer a formação de felogênio no periciclo. A periderme originada, chamada poliderme, e composta de múltiplas camadas de espessura, alternando-se uma camada de células cujas paredes são parcialmente suberificadas com varias camadas de células nao-suberizadas. As células nao-suberizadas exercem o papel de células de reserva nas camadas mais internas, uma vez que nas camadas externas as células se apresentam mortas.

Em algumas espécies, a primeira periderme e a única a se formar no órgão. Em outras espécies formam-se peridermes seqüenciais, onde as mais novas podem iniciar seu desenvolvimento no mesmo ano que a primeira, ou esperar alguns anos para se desenvolverem (Figs. 9.3). Tais peridermes se formam em camadas mais internas a primeira, podendo chegar a ter origem em células parenquimáticas do floema. As novas peridermes podem ter seu desenvolvimento estimulado pela exposição da planta a luz solar e se organizar tangencialmente de maneira descontínua ou continua. Entre as Papilionoideae do cerrado do Brasil Central e comum a ocorrência de ritidoma, formado pelo desenvolvimento das peridermes seqüenciais (Fig. 9.14).

Em algumas monocotiledôneas, como Musaceae e Heliconiaceae, a periderme se forma como nas dicotiledôneas. No entanto, na maioria das monocotiledôneas, como espécies das famílias Bromeliaceae, Commelinaceae e Zingiberaceae, ocorre um tipo especial de periderme denominado súber estratificado. Esse tecido, de aparência estratificada na seção transversal, desenvolve-se por repetidas divisões periclinais de células parenquimáticas em posições sucessivamente mais profundas, cujas células-filhas se suberizam (Fig. 9.15).

O felogênio e formado por divisões periclinais de células epidérmicas, do colênquima ou de células parenquimáticas subepidérmicas, pericíclicas ou floemáticas. Essas divisões podem se iniciar em células que ainda apresentam cloroplastos, substancias ergásticas (amido e compostos fenólicos) e paredes espessadas. Em alguns casos, o felogênio de um mesmo órgão tem atividade diferenciada quando se compara uma região com outra, resultando em peridermes irregulares. Essa irregularidade e mais comum em caules. Todavia nas áreas em que o felogênio e mais ativo, podem ocorrer formações características, como periderme alada (tronco de pau-jacare - *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J. F Macbr. - Leguminosae - Fig. 9.16 A - C) e periderme com elevações que sustentam espinhos. Esta se desenvolve em espécies das famílias Rutaceae (mamica-de-porca – *Zanthoxyllum riedelianum* Engl. e Z. *rhoifolium* Lam. - Fig. 9.17); Bombacaceae (paineira-branca - *Chorisia glaziovii* (Kuntze) E. Santos; paineira-barriguda - *Ceiba samauma* (Mart.) K. Schum., e paineira-das-pedras - *Ceiba erianthos* (Cav.) K. Schum.); e Leguminosae (jacaranda-de-espinho-Machaerium *aculeatum* Raddi eM. nyctitans (Veil.) Benth.); entre outras.

A periderme de cicatrização, com origem e desenvolvimento semelhantes aos da natural, difere desta somente pelo fato de ser restrita ao local da lesão. Esse tipo de periderme e importante não só para a sobrevivência das plantas sujeitas aos mais variados tipos de lesões, mas também na horticultura, em razão das técnicas de propagação e enxertia. Na maioria das dicotiledôneas e em algumas monocotiledôneas, a cicatrização dá-se em duas etapas, formando primeiro uma camada de oclusão e, posteriormente, a periderme propriamente dita. A camada de oclusão consiste na suberização e lignificação das células adjacentes a lesão, constituindo uma proteção provisória; abaixo desta camada de células forma-se o felogênio, que da origem a periderme de cicatrização.

Aspecto Externo

A textura externa da superfície do tecido de revestimento pode apresentar padrões característicos dentro de determinados grupos ou variar entre as espécies e entre indivíduos de uma mesma espécie, dependendo do habitat, região do órgão e idade do espécime (Fig. 9.16). Cicatrizes foliares, espinhos e anéis horizontais, que correspondem a cicatrizes foliares ou de ramos que se expandem lateralmente, podem estar presentes e colaborarem na identificação de grupos (Figs. 9.16 a 9.18).

As camadas externas da periderme podem persistir no órgão ou ser eliminadas continuamente, a medida que peridermes seqüenciais se desenvolvem. A forma como as novas peridermes se originam e o tipo de tecidos isolados por elas definem a aparência da superfície do órgão.

Quando não se observam sulcos, estrias ou fissuras na superfície externa da periderme, diz-se que a textura e lisa, como em jabuticabeira (*Myrciaria cauliflora* (Mart.) O. Berg - Fig. 9.19), cerejeira-do-mato *(Eugenia involucrata* DC. - Myrtaceae - Fig. 9.20), pau-ferro (*Caesalpinia ferrea* Mart, ex Tul. - Leguminosae - Fig. 9.21), pau-mulato (*Calycophyllum spruceanum* Benth. – Rubiaceae - Fig. 9.22 A e B) e goiabeira *(Psidium guajaua* L. - Myrtaceae). A presença e a posição de sulcos, estrias e fissuras nas camadas externas da periderme definem diferentes padrões externos. Tais formações podem se dispor predominantemente em sentido longitudinal e se distribuir paralelamente, de forma reta ou ondulada, resultando na textura fissurada, ou fendilhada, como em sapucaia *(Lecythis psonis* Cambess. - Lecythidaceae - Fig. 9.23), escova *(Callistemon speciosum* DC. - Myrtaceae - Fig. 9.24), cedro *(Cedrela odorata* L. - Meliaceae), angelim (Andira *retusa* (Poir.) Kunth. - Leguminosae), ipe-amarelo-do-cerrado *(Tabebuia caraiba* (Mart.) Bur. - Bignoniaceae), primavera-arborea *(Bougainuillea glabra* Choisy - Nyctaginaceae), gabiroba *(Campomanesia eugenioides* (Cambess.) D. Legrand - Myrtaceae) e jacaranda-do-campo *(Machaerium acutifolium* Vog. - Leguminosae). Essas formações também dispõem-se longitudinal e transversalmente, delimitando placas quadradas ou retangulares. Quando essas placas são pequenas, dão a superfície o aspecto de rede, formando a textura rendilhada, como em jacaranda *(Jacaranda mimosifolia* D.Don. - Bignoniaceae -Fig. 9.25), capixingui *(Croton floribundus* Spreng. -Euphorbiaceae), canjarana *(Cabralea canjerana* (Veil.) Mart. - Meliaceae) e cambuí *(Blepharocalyx salicifolius* (Kunth.) O. Berg. - Myrtaceae). Quando as placas formadas apresentam maiores dimensões, a superfície adquire textura escamosa, como em amendoim-bravo *(Pterogyne nitens* Tul. - Leguminosae -Fig. 9.26), magaranduba *(Manilkara rufula* (Miq.) H. J. Lam. - Sapotaceae), lixeira *(Curatella americana L.* - Dilleniaceae) e cagaiteira *(Eugenia dysenterica* DC. - Myrtaceae).

Quando as camadas externas da periderme são continuamente eliminadas, esta e denominada esfoliante, como em espécies das famílias: a) Myrtaceae: - jabuticabeira *(Myrciaria cauliflora* (Mart.) O. Berg. -Fig. 9.19), cerejeira-do-mato *(Eugenia inuolucrata* DC. - Fig. 9.20) e goiabeira *(Psidium guajava* L.); b) Leguminosae: pau-jacare *(Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J. F Macbr. - Fig. 9.16), pau-ferro *(Caesalpinia ferrea* Mart, ex Tul. -Fig. 9.21), amendoim-bravo *(Pterogyne nitens* Tul. - Fig. 9.26), pau-sangue *(Pterocarpus uiolaceus* Vogel), caviúna *(Machaerium scleroxylon* Tul.), vinhático *(Plathymenia foliosa* Benth.) e angico-branco *(Pithecellobium tortum* Mart.); c) Rubiaceae: pau-mulato *(Calycophyllum spruceanum* Benth - Fig. 9.22) e quina-de-são-paulo *(Alseis floribunda* Schott.); e d) Bignoniaceae: jacaranda *(Jacaranda mimosifolia D.* Don. - Fig. 9.25); dentre outras. Um caso muito interessante de periderme esfoliante ocorre em *Calycophyllum spruceanum* Benth. - Rubiaceae, cujo tronco tem textura lisa e cor verde-clara quando jovem. A medida que essa

planta se desenvolve, a superfície externa da periderme adquire um tom marrom-acobreado e passa a se desprender em largas tiras longitudinais que, antes de serem eliminadas, permanecem presas a arvore durante algum tempo. A superfície do caule volta a exibir a tonalidade verde-clara e, aos poucos, adquire, outra vez, a tonalidade marrom (Fig. 9.22). Em espécies com periderme esfoliante, a superfície externa desta pode apresentar um tipo de textura em sua primeira formação e outro nas demais, como em pau-ferro *(Caesalpinia ferrea* Mart, ex Tul. - Leguminosae - Fig. 9.21) e eucalipto *(Eucalyptus* sp. - Myrtaceae). Menos comuns sao as peridermes continuas, formando anéis concêntricos que resultam na chamada "casca em anel", como na videira *(Vitis vinifera* L. - Vitaceae) (Mauseth, 1988). Muitas vezes o tipo de casca e, ainda, intermediário entre os tipos descritos.

A coloração externa pode se apresentar uniforme ou variegada. A textura variegada, com um padrão contrastante entre a coloração básica e manchas de outras cores, e resultante do descamamento de algumas partes da periderme e é observada, principalmente, nas lisas e esfoliantes, como em jabuticabeira *(Myrciaria cauliflora* (Mart.) O. Berg. -Myrtaceae - Fig. 9.18), cerejeira-do-mato *(Eugenia inuolucrata* DC - Myrtaceae -Fig. 9.20), pau-ferro *(Caesalpinia ferrea* Mart. ex. Tul. - Leguminosae - Fig. 9.21), pau-rosa *(Aniba rosaeodora* Ducke - Lauraceae) e pitangueira *(Eugenia uniflora* L. – Myrtaceae).

As lenticelas podem ser mais bem distinguidas em peridermes com superfície externa lisa, uma vez que sua visualização pode ser dificultada pelas fissuras e depressões dos tecidos externos (Fig. 9.18). De acordo com a orientação da ruptura externa, as lenticelas podem ser longitudinais ou transversais, aparecendo na superfície do órgão como áreas de forma circular, oval ou alongada de tamanhos diversos. Variam desde dimensões de difícil observação, ate mesmo sob lente, a visíveis a olho nu, com um ou mais centímetros de comprimento. Podem ter aparência lisa ou verrucosa, como em orelha-de-macaco *(Enterolobium contortisiliquum* (Veil.) Morong – Comprimentos de ondaeguminosae) e organizar-se de forma isolada ou em agrupamentos, como em pau-sangue *(Machaerium brasiliense* Vogel - Leguminosae), inga-feijão *(Inga marginata* Willd. e *I. uruguensis* Hook, et Arn. – Comprimentos de ondaeguminosae) e carne-de-vaca *(Roupala brasiliensis* Klotzsch – Proteaceae). Nos troncos de guapuruvú *(Schizolobium parahyba* (Veil.) Blake – Leguminosae - Fig. 9.18), imbaúba *(Cecropia glazioui* Snethl. ou C. *hololeuca* Miq. - Cecropiaceae) e mamão-do-mato *(Carica quercifolia* (A. St.-Hil.) Hieron. – Caricaceae) podem-se observar lenticelas transversais isoladas de grande dimensão - uma das características que colabora na identificação dessas espécies.

Função e Aplicação

Aspectos fisiológicos e ecológicos

A periderme, alem de sua função de proteção dos tecidos internes e de cicatrização nos casos de lesões, apresenta características estruturais, bem como propriedades físico-químicas, que podem conferir maior ou menor grau de adaptação da planta as condições do ambiente em que se encontra ou, ainda, criar um microclima junto ao tronco, favorável ao desenvolvimento de epífitas.

A ausência de lenticelas na periderme confere uma redução na perda de água e, portanto, melhor adaptação as condições xéricas, como em espécies do deserto, da família Chenopodiaceae. Em caules submersos, por sua vez, as lenticelas sofrem hipertrofia na região submersa e acima desta, com aumento do tecido de enchimento e dos espaços intercelulares e, conseqüentemente, da aeração.

O tecido de revestimento externo protege a planta contra temperaturas extremas, provocadas, por exemplo, por fogo, geada e radiação solar. Evita superaquecimento das estruturas internas, constituindo-se num isolante térmico. Em geral, o isolamento e direta-mente proporcional a espessura da casca. Em espécies de ambientes secos, normalmente, a periderme se forma nos primeiros estádios de desenvolvimento e costuma produzir cascas e, ou, ritidomas espessos. Nas arvores do cerrado, a proteção que a casca confere aos tecidos internes nem sempre e diretamente proporcional a sua espessura, dependendo das irregularidades da superfície da casca e, ou, dos compostos químicos que possam ocorrer externa ou internamente. Ao se desenvolver, a periderme pode se adaptar as condições xéricas ou salinas, eliminando o córtex no caule ou isolando o cilindro vascular na raiz. Em algumas plantas de regiões áridas, como em espécies do gênero *Artemisia* – Compositae, conhecidas como losnas, podem ser formadas "cascas interxilemáticas", que correspondem a formação de peridermes no interior do xilema secundário, isolando a zona funcional da não-funcional e, assim, reduzindo a perda de água (Fahn, 1990; Fahn e Cutler, 1992).

A cor externa da casca tem importante papel na proteção a intensidade luminosa, sendo as cores claras as que conferem a planta maior grau de adaptação as condições tropicais, por refletirem a luz, evitando o superaquecimento dos tecidos.

No cerrado, onde o clima e bastante quente e ha ocorrência de fogo, podem ser observadas arvores com cascas espessas e de cores claras, como angico-do-cerrado *(Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. – Leguminosae – Fig. 9.27), amendoim-do-campo *(Platypodium elegans* Vogel – Leguminosae), araticum-cortiga *(Annona crassiflora* Mart. – Annonaceae), guatambu-do-cerrado *(Aspidosperma macrocarpon* Mart. – Apocynaceae), pau-doce *(Vochysia cinnamomea* Pohl - Vochysiaceae), cagaiteira *(Eugenia dysenterica* DC. – Myrtaceae), cariperana *(Exellodendron cordatum* (Hook, f.) Prance – Chrysobalanaceae), embiruçu *(Pseudobombax tomentosum* (Mart, e Zucc.) A. Robyns e *P. simplicifolium* A. Robyns – Bombacaceae), jacaranda-do-cerrado *(Machaerium opacum* Vogel – Leguminosae), murici-do-campo (Byrsonima *basiloba* A. Juss. - Malpighiaceae), sucupira-branca *(Acosmium subelegans* (Mohlenbr.) Yakolev – Leguminosae), vinhático-de-espinho *(Mimosa laticifera* Rizzini e A. Mattos - Leguminosae), timburi-do-cerrado *(Enterolobium gummiferum* (Mart.) J. E Macbr. – Leguminosae) e rosa-do-cerrado (*Kielmeyera rubriflora* Cambess. – Guttiferae).

Em zonas de transição, como as chapadas do Piauí Central entre a Amazônia úmida, o cerrado do Planalto Central e o sertão semi-árido do Nordeste brasileiro, cujo clima apresenta um período de estiagem e temperatura media elevada, estão presentes, também, espécies com casca espessa e tonalidades claras, como pau-marfim *(Agonandra brasiliensis* Miers - Opiliaceae), olho-de-boi *(Diospyros hispida* A. DC - Ebenaceae), pau-paraíba *(Simaruba uersicohr* A. St.-Hil. – Simaroubaceae), sucupira *(Bowdichia virgilioides* Kunth. – Leguminosae) e bordão-velho *(Pithecellobium acutifolium* Benth. – Leguminosae).

O desenvolvimento de epífitas - liquens, briófitas e vasculares – na superfície externa da casca ocorre quando a estrutura da periderme apresenta condições exigidas por esses organismos (Figs. 9.23, 9.28 e 9.29). A presença de compostos químicos hidrossolúveis na superfície externa da periderme, bem como a sua rugosidade, normalmente favorece a fixação e o crescimento de epffitas, enquanto a luminosidade intensa sobre a mesma superfície pode ser fator limitante.

Os liquens requerem ambientes que tenham variação constante entre umedecimento e dessecação para seu desenvolvimento, condições em que os fatores microclimáticos e as características do substrato passam a atuar em sua distribuição. Quando a casca e o substrato, sua rugosidade, porosidade, dureza, estabilidade, capacidade de retenção de água, pH e composição química são fatores mais importantes para a determinação da flora liquênica sobre a casca do que o táxon a que a planta pertence (Marcelli, 1992). As briófitas se desenvolvem preferencialmente em ambientes úmidos e sombrios. São epífitas cortícolas em razão do estabelecimento de suas comunidades, bem como da natureza físico-química da casca. As formas de briófitas prostradas e mais aderidas ao substrato tem sido mais comumente encontradas em cascas de superfície lisa, e as formas eretas, em superfícies rugosas com fissuras, levando a entender que estas necessitam de um substrato mais úmido que as primeiras (Bastos, 1999). As epffitas vasculares, da mesma forma, requerem condições nutricionais, de umidade e de luminosidade, bem como natureza físico-química da casca adequada ao seu desenvolvimento. Estudos tem constatado correlação da ocorrência de epffitas vasculares (Fig. 9.29) com algumas características da casca, como a luminosidade e capacidade de reter a umidade (Labiak e Prado, 1998), o valor do pH, maior presença de íons ou compostos fenólicos e microflora apropriada a germinação de epffitas, a exemplo das orquídeas, que requerem a ação de fungos para germinar (Benzing, 1990).

Aspectos taxonômicos

Conforme ressaltado, o desenvolvimento da periderme resulta em aspectos bastante variáveis na casca. Apesar de as características estruturais da periderme e da casca variarem muito em função da idade e da altura do espécime, bem como do grau de maturidade da região considerada, tais características podem servir de respaldo, principal-mente, a taxonomia de plantas arbóreas.

Tanto o aspecto externo da casca quanto os internos, macroscópicos e microscópicos, contribuem de modo significativo para os estudos taxonômicos e do lenho. Para facilitar a identificação da casca e incrementar os seus estudos, tem-se buscado uma padronização não só na sua forma de descrição como na terminologia[3]. No entanto, como ressaltado por Whitmore (1962), citado por Torres et al. (1994), nas regiões tropicais a variação encontrada entre espécies de um mesmo gênero e maior do que aquela entre espécies de diferentes famílias em regiões temperadas.

Aspectos econômicos

A periderme e a casca das arvores podem ter propriedades que as transformam em matéria-prima para diversos fins. A exploração dessa matéria-prima leva a devastação do ambiente e, ou, extinção da espécie da arvore utilizada, caso seja feita de forma desordenada e indiscriminada.

A cortiça utilizada no comercio e obtida do sobreiro (*Quercus suber* L. – Fagaceae -Fig. 9.28), arvore nativa da região mediterrânea. Quando essa arvore tem cerca de 20 anos, a periderme original, chamada de cortiça virgem, e retirada, e um novo felogênio e formado a partir de células do córtex. Esse felogênio, de forma mais ativa que o primeiro, produz o felema, que apos dez anos estará espesso o suficiente para nova coleta. A retirada e repetida a cada dez anos, ate a arvore completar 150 anos aproximadamente. Depois de cada coleta, o felogênio se desenvolve em camadas celulares mais internas, chegando a ter origem nas células do floema secundário (Raven et al., 1999). A cortiça de reprodução, a melhor e de interesse comercial, só começa a ser produzida apos a retirada da cortiça virgem, que é áspera e desigual, e e obtida apos o terceiro descortiçamento, ou seja, cerca de 30 a 35 anos do plantio. Como a periderme permanece na planta durante longo tempo, as suas lenticelas continuam ativas e formam cilindros de tecido de enchimento, que se estendem do felogênio a superfície do felema, vistos na cortiça comercial como manchas escuras (Fahn, 1977). Grande parte da cortiça de reprodução de alta qualidade e consumida pela industria de engarrafamento, enquanto a cortiça natural tem sido usada em produtos diversos, como coletes salva-vidas, bóias e bolas (de beisebol, golfe, críquete e hóquei).

Existem algumas plantas brasileiras que, mesmo não desenvolvendo súber (felema), como o sobreiro, tem sua periderme utilizada na industria. E o caso do candelabro-vermelho *(Erythrina mulungu* Mart, ou *E. speciosa* Andr. – Comprimentos de ondaeguminosae – Fig.9.30); da congonha *(Symplocos lanceolata* (Mart.) A. DC. - Symplocaceae); do pau-santo *(Agonandra brasiliensis* Miers – Opiliaceae); do pau-lepra *(Pisonia tomentosa* Casar – Nyctaginaceae); da favela-branca *(Enterolobium*

[3] Sugere-se, na tentativa de uniformização da terminologia na língua portuguesa e dos critérios para a descrição da casca, a utilização da publicação Richter et al. (1996).

ellipticum Benth. – Leguminosae); da pereira-do-campo *(Aspidosperma dasycarpon* A. DC.); e da galinha-choca *(Connarus suberosus* Planch. – Connaraceae). Nesses casos, e produzido o compensado de cortiça, obtido da moagem da cortiça bruta, cujo produto e misturado com resinas ou plastificadores, formando uma massa que e submetida a prensagem e secagem. As lâminas de cortiça produzidas são utilizadas como isolantes (térmico, acústico e de vibrações) e em decoração de interiores.

As arvores dos manguezais já foram importantes fontes comerciais de taninos, oriundos de sua casca e utilizados principalmente na industria de couro. O mangue-verdadeiro, ou mangue-vermelho *(Rhizophora mangle* L. – Rhizophoraceae), e a mais importante fonte de taninos dentre tais espécies e apresenta quantidades maiores desses compostos nas camadas mais internas da periderme (feloderme) do que nas mais externas (súber) (Pustelnik, 1953, citado por Marcelli, 1992). São também fontes de tanino espécies da família Anacardiaceae, conhecidas na América do Sul como quebracho *(Schinopsis balansae* Engl. e *S. lorentzii.* (Griseb.) Engl.), muito utilizadas principalmente no século XIX. No mercado mundial, as principais espécies de cujas cascas e cerne são extraídos os taninos pertencem a família Fagaceae – *Quercus robur.* L. e *Q. sessilifloraSalisb.* Originárias do Oriente Médio, estas espécies são popularmente chamadas de carvalho-da-europa e boas produtoras de corantes (Beazley, 1981).

A casca seca de algumas árvores da família Lauraceae tem sido utilizada como condimento, conhecido como canela. As espécies *Cinnamomum zeylanicum* Breyne*,* no Ceilão, e *C. cassia* Nees, na China, produzem um aldeído cinâmico que e o responsável pelo seu cheiro característico. No Brasil, varias espécies são conhecidas como canelas, porem suas cascas nao possuem as propriedades aromáticas das canelas verdadeiras, sendo utilizadas como produtoras de madeira. Já a espécie *Aniba canelilla* (Kunth.) Mez, da mesma família e conhecida como casca-preciosa, produz um composto quimico nitrogenado que Ihe confere cheiro bastante semelhante ao da canela e faz com que seja usada, também, como condimento (Mors, 1973).

A espécie nativa *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. (Euphorbiaceae), a seringueira, e a melhor produtora de látex, utilizado na industria da borracha. Os canais laticíferos da espécie estão presentes no tecido de revestimento, e a extração do látex e feita por meio de incisões na casca - sulcos finos e oblíquos. Estas incisões exigem grande habilidade do seringueiro, ja que devem atingir as camadas mais internas da casca sem, no entanto, afetar o cambio e comprometer o espécime.

Leitura Complementar

ACHUTTI, M. H. C. **Aspectos morfológicos *e* anatômicos dos sistemas aéreo e subterrâneo e o óleo essencial das folhas** de Pitocarpha *rotundifolia* (Less.) **Baker (Compositae).** Sao Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 1978. 212 p. (Tese D.S.).

ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Caracterização anatômica da madeira e casca das principais espécies de *Eucalyptus* do Estado de São Paulo. **Silvicultura,** São Paulo, v. 28, p. 720-725, 1983.

BASTOS, C.J.R **Briófitas de restinga das regiões metropolitanas de Salvador e literal norte do Estado da Bahia, Brasil.** São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 1999. 173 p. (Dissertação M.S.).

BEAZLEY, M. (Ed.). **O grande livro internacional de selvas e florestas.** Sao Paulo: Mitchell Beazley Publishers/Circulo do Livro/Art Editora, 1981. 224 p.

BENZING, D. H. **Vascular epiphytes.** New York: Cambridge University Press, 1990. 354 p.

CAMARGOS, J.A.A.; CZARNESKI, M.C.; MEGUERDITCHIAN, I.; OLIVEIRA, D. **Catálogo de árvores do Brasil.** IBAMA, DE 1990. 887 p.

COSTA, C. G. **Morfologia e anatomia dos órgãos vegetativos em desenvolvimento de** *Marcgravia polyantha* **Delp. (Marcgraviaceae).** São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 1989. 227 p. (Dissertação M.S.).

COSTA, C. G.; CORADIN, V. T. R.; CZARNESKI, C. M.; PEREIRA, B. A. da S. Bark anatomy of arborescent Leguminosae of Cerrado and Gallery Forest of Central Brazil. **IAWA Journal,** Leiden, v. 18, n. 4, p. 385-399, 1997.

COSTA, C. G.; COSTA, E. de L.; SOUZA, A. E R. de. Nota sobre a ocorrência de micorrizas em *Plumeriopsis ahouai* (L.) Rusby et Woodson (Apocynaceae). **Arq. Jard. Bot.,** Rio de Janeiro, v. 24, p. 141-151, 1980.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p. FAHN, A.

Plant anatomy. 4. ed. New York: Pergamon Press, 1990.

FAHN, A.; CUTLER, D.F **Xerophytes.** Handbuck der Pflanzenanatomie. Band XIII,Teil 3. Berlin-Stuttgart: Gerbrüder Borntraeger, 1992. 176 p.

JENRICH, H. **Vegetação arbórea e arbustiva nos altiplanos das Chapadas do Piauí Central:** características, ocorrência e empregos. Piauí: Ministério do Interior, 1989. 90 p.

JOLY, C.A. Heterogeneidade ambiental e diversidade de estratégias adaptativas de espécies arbóreas de Mata de Galeria. In: SIMPOSIO ANUAL DA ACIESP, 10., 1986. **Anais...** [S.I.]: ACIESR 1986. p. 19-38.

JUNIKKA, L. Survey of English macroscopic bark terminology. **IAWA Journal,** Leiden, v. 15, n. 1, p. 3-45, 1994.

KAWASE, M. Anatomical and morphological adaptation of plant to water logging. **Hort-Science,** v. 16, p. 8-12, 1981.

LABIAK, R H.; PRADO, J. Pteridófitos epífitas da Reserve Volta Velha, Itapoá - Santa Catarina, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica,** v. 11, p. 1-79, 1998.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras:** manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. São Paulo: Ed. Plantarum, 1992. Vol. 1. 352 p.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras:** manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. São Paulo: Ed. Plantarum, 1998. Vol. 2. 352 p.

MACIEL, D. G. **Resistência das árvores do cerrado ao fogo:** papel da casca como isolante térmico. Brasília: Universidade de Brasília, 1993. (Dissertação M.S.).

MARCELLI, M.R Ecologia liquênica nos manguezais do sul-sudeste brasileiro. Berlin: J.Cramer, 1992. 281 p.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy.** California: The Benjamin/Cummings Publishing Company/Menlo Park, 1988. 560 p.

RAVEN, *P.* H.; EVERT, R. F; EICHHORN, S. E. **Biology of plants.** New York: W. H. Freeman, 1999. 944 p.

RICHTER, H.G.; MAZZONI-VIVEIROS, S.C.; ALVES, E.S.; LUCHI, A.; COSTA, C.G. Padronização de critérios para a descrição anatômica da casca: lista de características e glossário de termos. **IF Série Registros,** São Paulo, v. 16, p. 1-25. 1996.

RIZZINI, C. T; MORS, W. B. **Botânica econômica brasileira.** [S.I.]: Âmbito Cultural Ediçoes Ltda, 1995. 241 p.

ROTH, I. **Structural patterns of tropical barks.** Handbuch der Pflanzenanatomie. Band IX, Teil 3. Berlin-Stuttgart: Gerbriider Borntraeger,1981. 609 p.

SEGALA-ALVES, E. Estudo anatômico da casca de *Cecropia glazioui* Sneth. - Cecropiaceae. **Bolm. Botanica,** Univ. S.Paulo, v. 15, p. 55-62, 1996.

SEKIYA, C.M. **Morfologia e anatomia dos órgãos vegetativos cm diferentes etapas de desenvolvimento de** *Styrax ferrugineus* Nees **et** Mart. (Styracaceae). São Paulo: Universidade Estadual Paulista de Botucatu, 1997. 81 p. (Dissertação M.S.).

SMITH, A.J.E. Epiphites and epiliths. In: SMITH, A.J.E. (Ed.). **Bryophyte ecology.** London: Chapman and Hall, 1997. p. 191-227.

TORRES, R.B.; K1NOSHITA, L.S.; MARTINS, FR. Aplicação de padrões de casca na identificação de árvores da Estação Ecológica de Angatuba, SR **Rev. brasil. Bot.,** Sao Paulo, v. 17, n. 2, p. 119-127, 1994.

WYK, A.E. VAN. The genus Eugenia (Myrtaceae) in Southern Africa. Structure and taxonomic value of bark. **S. Afr. J. Botany,** Pretoria, v. 51, n. 3, p. 157-180, 1985.

WYK, A.E. VAN. **Provisional bark character list.** South Africa: University of Pretoria, 1991. 5 p.

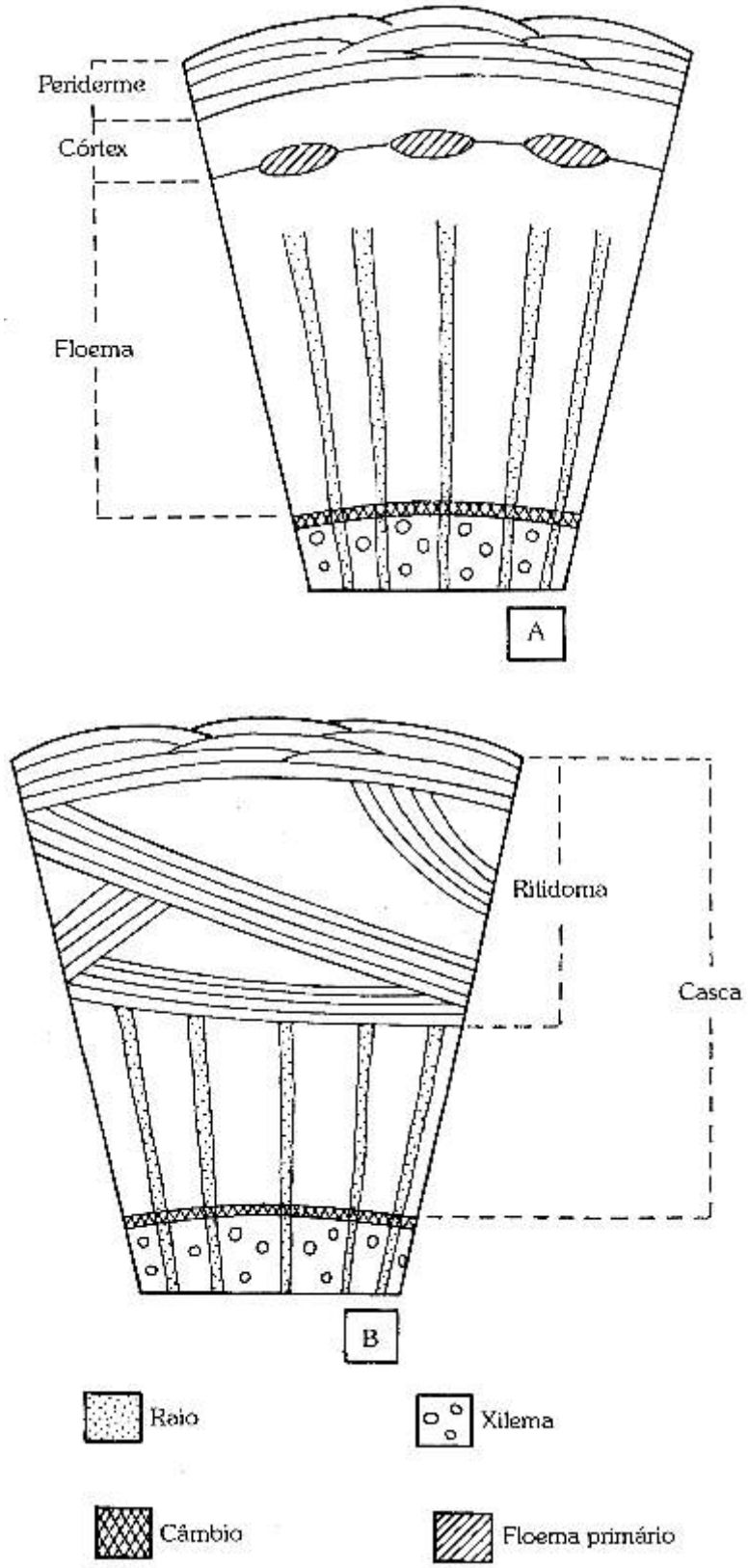
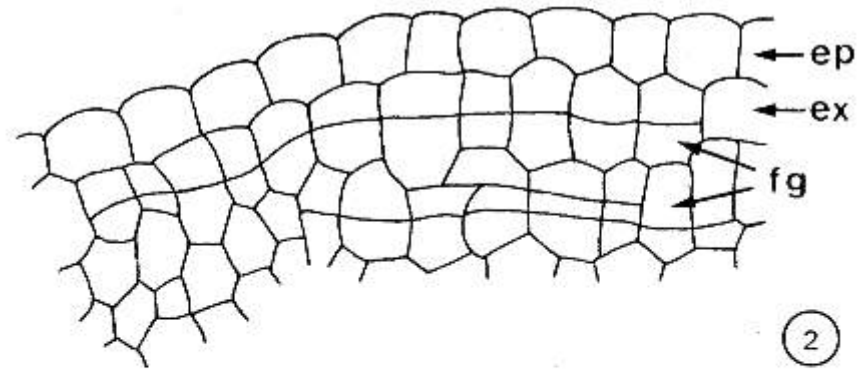


Figura 9.1 – Diagrama representando um caule em estrutura secundária. A – Formação de uma única perideme. B – Formação de peridermes seqüenciais delimitando o ritidoma nas camadas mais externas da casca (Richter et al., 1996).



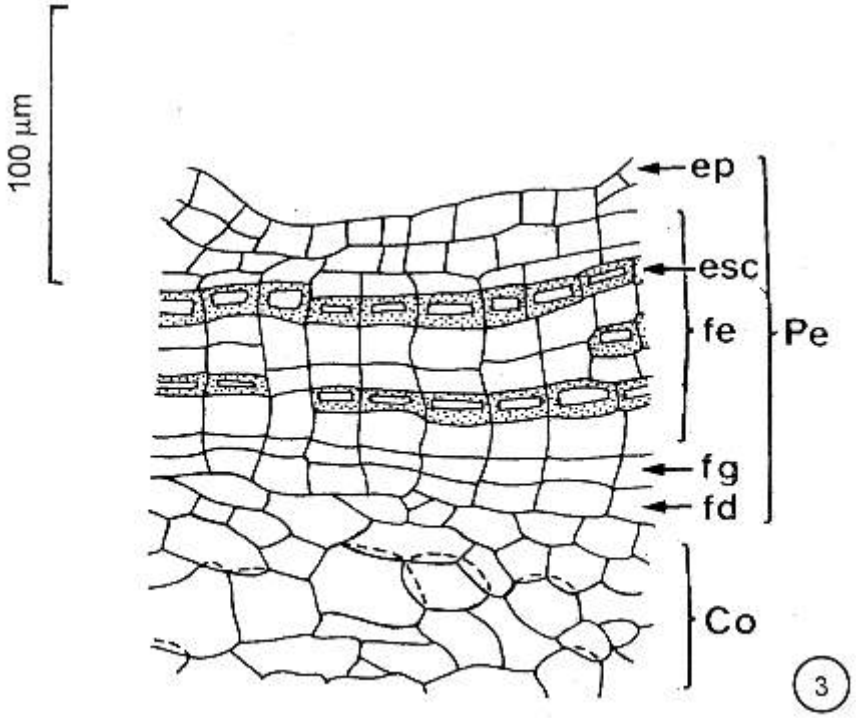


Figura 9.2 – *Marcgravia polyantha* Delp. Seção transversal de raiz adventícia em estrutura primátia. Instalação do felogênio (fg) ao nível da exoderme (células em início de divisão) e na primeira camada de células corticais (Costa, 1989).

Figura 9.3 – *Marcgravia polyantha* Delp. Seção transversal de raiz adventícia em estrutura secundária. Periderme (pe) apresentando: feloderme (fd) em 1 camada, felogênio (fg) e felema (fe), com células tabulares (achatadas radialmente), intercaladas por esclereídes (esc.); epiderme (ep) ainda presente (Costa, 1989).

Figura 9.4 – Jacatirão *(Miconia ferruginea D.* C.). Seção transversal de ramo jovem (2 anos). Instalação do felogênio (seta) entre as células do parênquima cortical. Barra = 50 μμ. (Foto: V. Coradin).

Figura 9.5 – Pau-de-tucano (*Vochysia elliptica* Mart.). Seção transversal de ramo jovem (1 ano). Felogênio originado no córtex interno (seta fina); feloderme em várias camadas (seta grossa). Barra = 100 μm. (Foto: V. Coradin).

Figura 9.6 – Faveira *(Dimorphandra mollis* Benth.). Seção transversal caulinar. Feloderme em 2-3 estratos (seta grossa); felogênio (cabeça de seta); felema constituído por células tabulares (seta fina) com as paredes tangenciais espessas. Barra = 120 μm. (Costa de al, 1977).

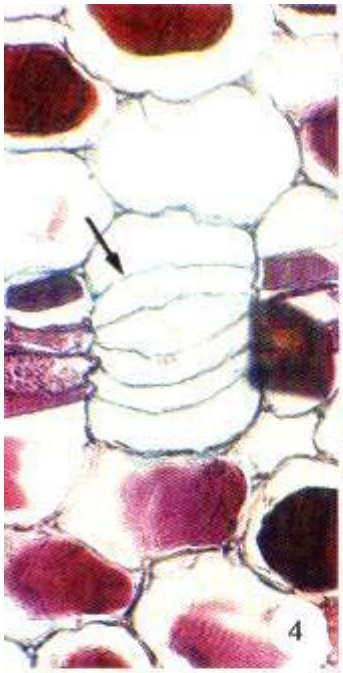
Figura 9.7 – Sucupira-preta *(Sclerolobium aureum* (Tul.) Benth.). Seção transversal caulinar. Feloderme 1-2 camadas (seta branca), felogênio (seta fina); felema (estrela); células encerrando compostos fenólicos alternam com outras desprovidas de conteúdo. Barra = 120 μm. (Costa et al., 1977).

Figura 9.8 – Tachi-branco *(Sclerolobium paniculatum* var. *rubiginosum* (Mart, ex Tul.) Benth.). Seção longitudinal radial caulinar. Felema apresentando compostos fenólicos. Esclereides na periferia do córtex (seta). Barra = 60 μm. (Costa et al., 1977).

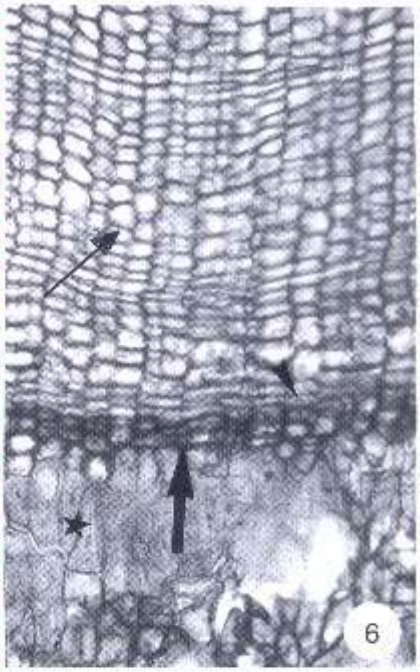
Figura 9.9 – Orelha-de-macaco *(Enterolobium contortisiliquum* (Veil.) Morong.). Seção transversal caulinar. Felema com camadas de células tabulares (estrela) alternando com outros estratos de células mais finas e mais altas com conteúdo fenólico (seta). Barra = 60 μm. (Costa et al., 1977).

Figura 9.10 – Jacaranda-cascudo *(Machaerium opacum* Vog.). Seção longitudinal caulinar com ritidoma. Detalhe da periderme mais recentemente formada: feloderme (cabeça de seta); felogênio (seta fina); felema (estrela) com células de paredes tangenciais espessadas e tecidos de origem secundaria. Barra = 60 μm. (Costa et al., 1977).

Figura 9.11 – Pau-santo *(Kielmeyera coriaceae* (Spreng.) Mart.). Seção transversal caulinar. Felema (seta fina) com células tabulares (achatadas radialmente); felogênio; feloderme com células portadoras de compostos fenólicos (estrela). Barra = 50 μm. (Foto: V. Coradin).

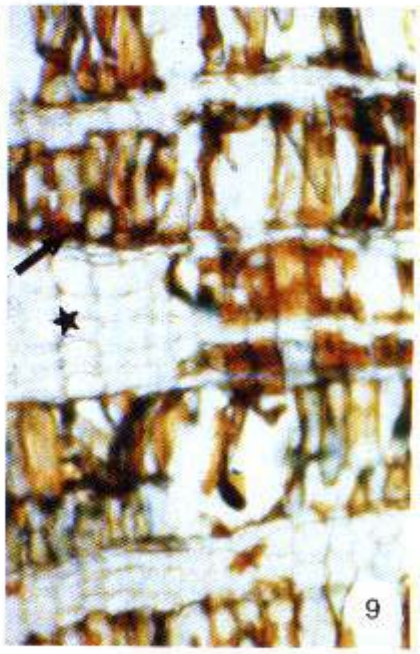

4

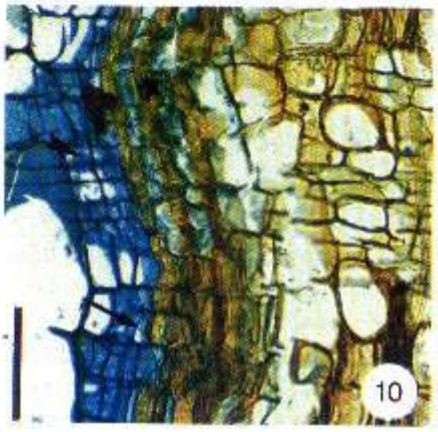
5


6

7

8


9


10

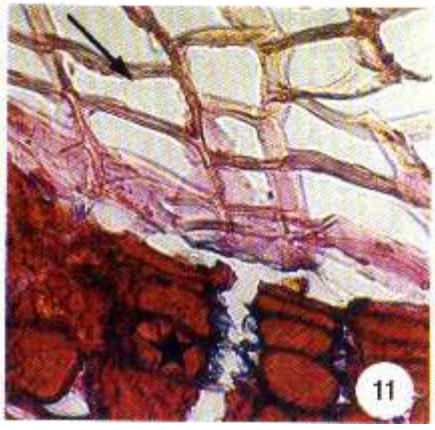
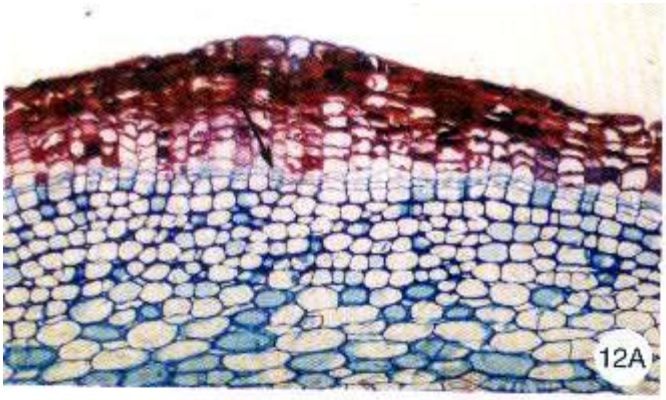
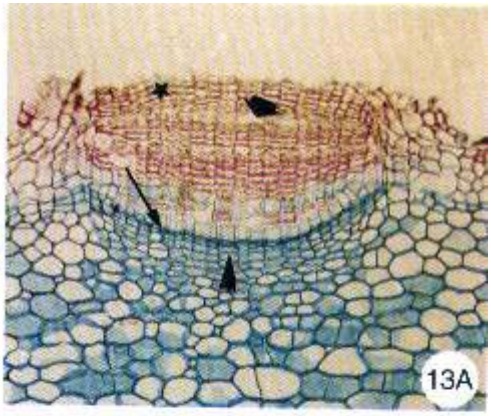
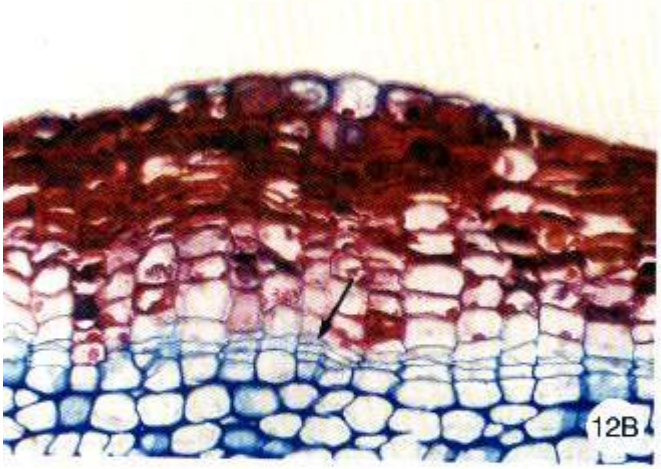

11

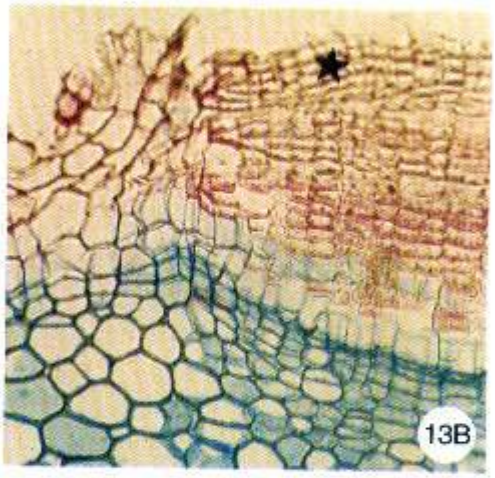
Figura 9.12 – Sabugueiro *(Sambucus sp.)*. Seção transversal caulinar com lenticela. A – Início de desenvolvimento, observando-se felogênio da lenticela (seta). Barra = 132 μm. B – Detalhe do inicio de desenvolvimento da lenticela, destacando-se felogênio da lenticela. Barra = 66 μm.} C – Lenticela apresentando tecido de enchimento (estrela) e feloderme da lenticela (cabeça de seta). Barra = 132 μm. (Foto: S. C. Mazzoni-Viveiros).

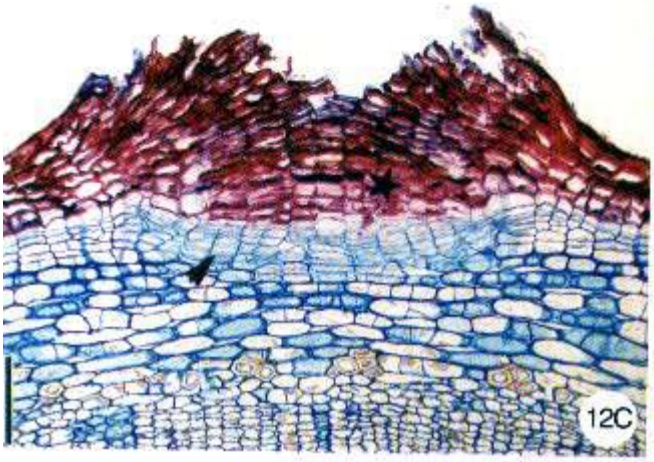
Figura 9.13 – *Parmentiera* sp. Seção tansversal caulinar com lenticela. A – Vista geral da lenticela, destacando-se o feloderme da lenticela (cabeça de seta), o felogênio da lenticela (seta fina) e o tecido de enchimento com camada de oclusão (estrela) e tecido frouxo (seta grossa). Barra = 132 μm. B e C – Detalhe mostrando as varias camadas de células do tecido de enchimento com paredes espessas. B – Detalhe da camada de oclusão (estrela). Barra = 66 μm. C – Presença de células de tecido frouxo externamente (seta grossa). Barra = 66 μm. (Foto: S. C. Mazzoni-Viveiros).

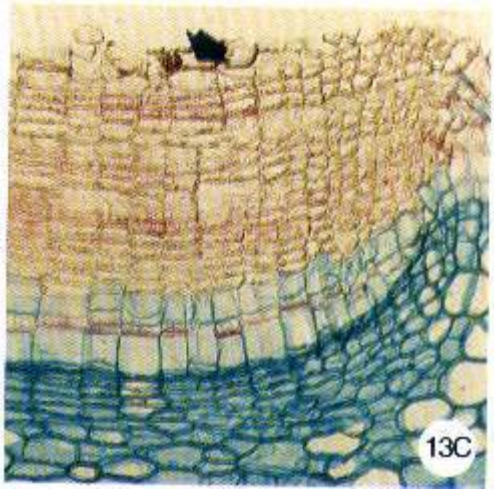

12A


13A


12B


13B


12C


13C

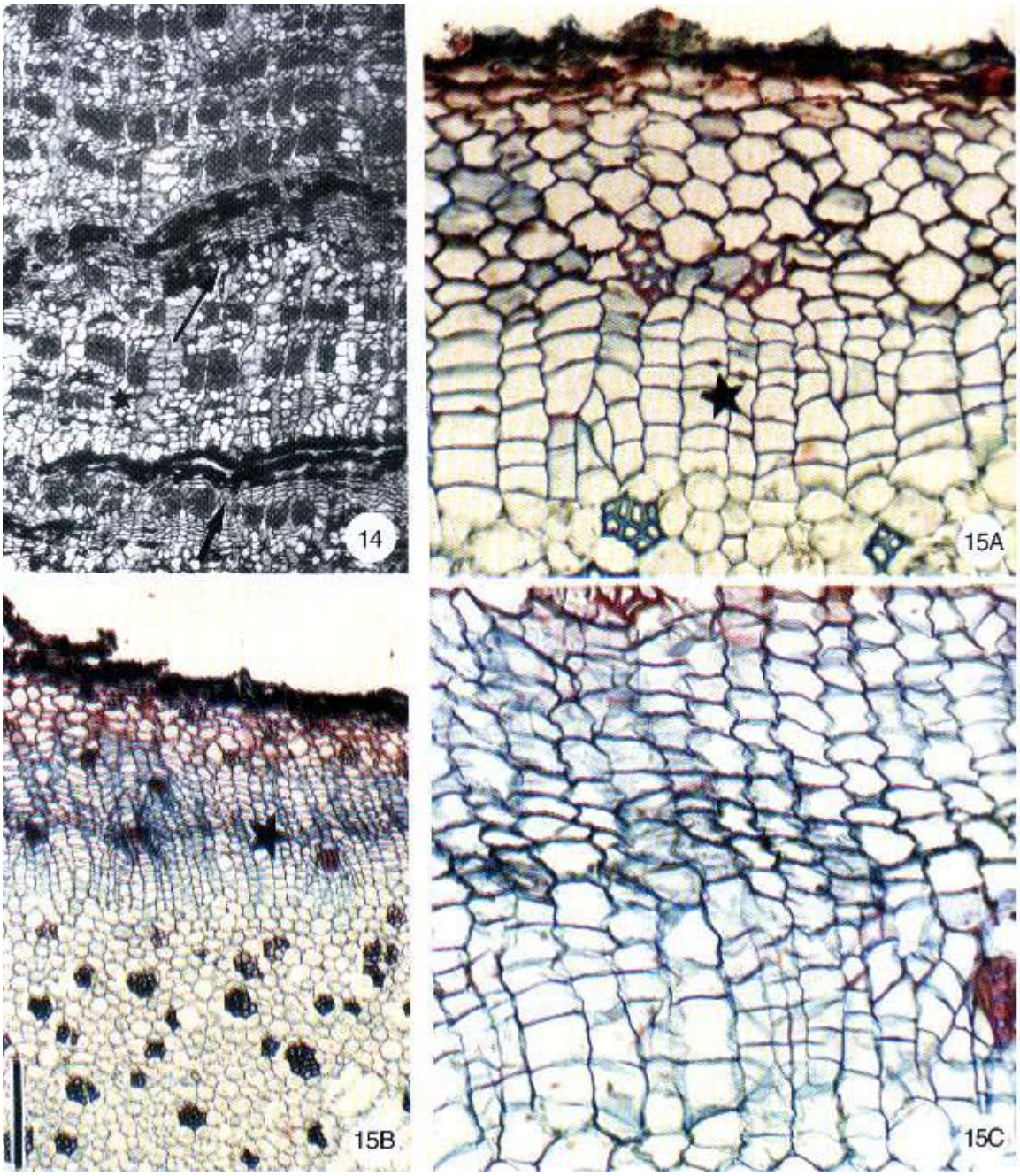


Figura 9.14 – Caviúna-do-cerrado *(Dalbergia miscolobium* Benth.). Seção transversal caulinar com ritidoma. Observam-se duas peridermes seqüenciais: a mais recente (seta grossa) e outra formada anteriormente (seta fina), entre as quais ocorrem tecidos de origem secundaria intercalados por grupos de fibras (estrela). Barra = 59 μm. (Costa et al., 1977).

Figura 9.15 – *Pandanus* sp. A – Súber estratificado (estrela) com poucos estratos celulares. Barra = 66 μm. B – Súber estratificado com maior número de estratos celulares (estrela). Barra = 262 μm. C – Detalhe dos estratos celulares da figura anterior. Barra = 66 μm. (Fotos: S. C. Mazzoni-Viveiros)

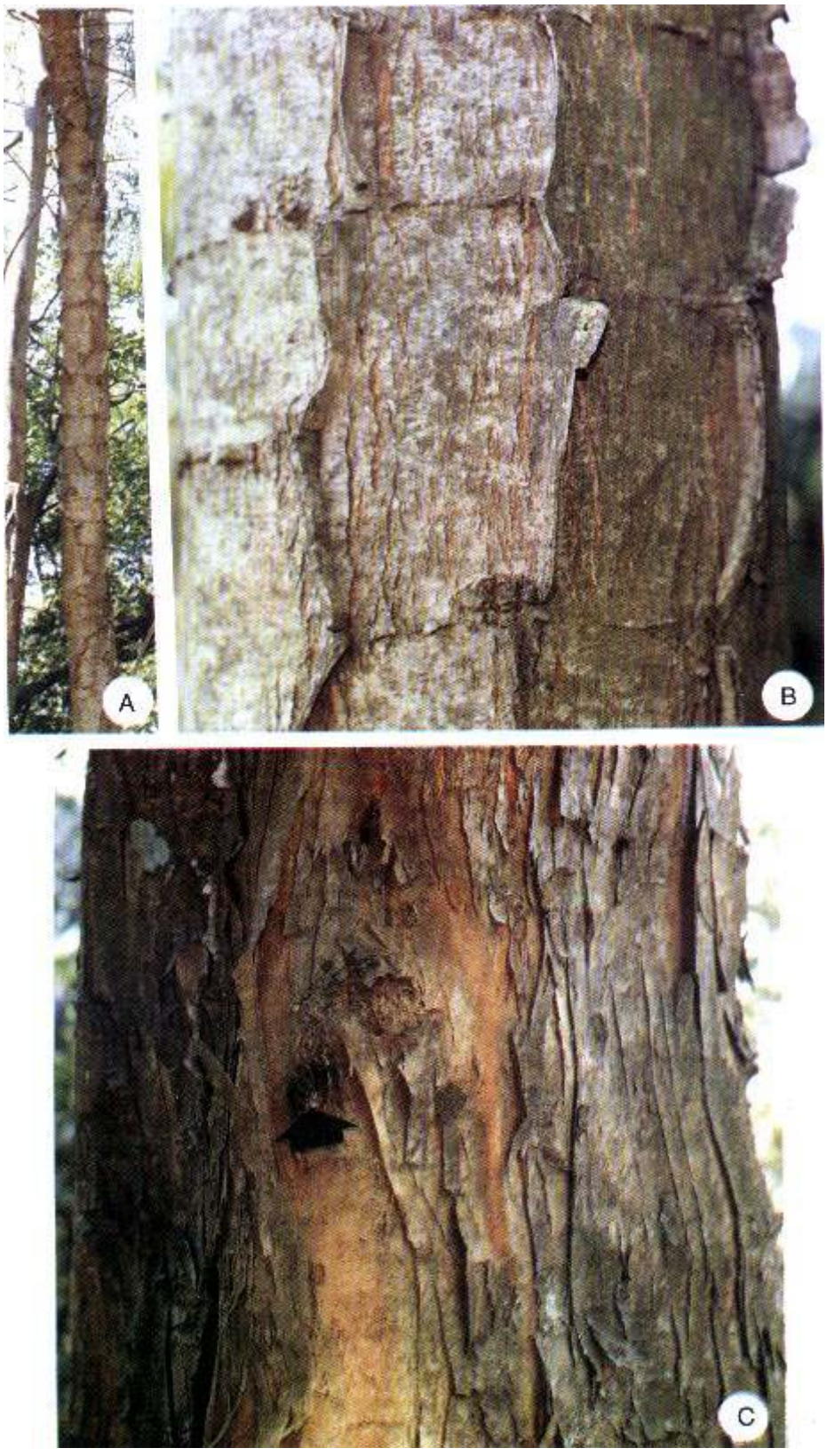


Figura 9.16 – Pau-jacare *(Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J. F Macbr.). A - Vista geral da superfície do tronco com periderme alada. B – Tronco jovem com periderme alada. C – Tronco com periderme de textura escamosa esfoliante, sem formação de alas e cicatriz de ramo (seta). 1 cm em A, B e C equivale, respectivamente, a 250 mm, 21 mm *e* 40 mm. (Fotos: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

Figura 9.17 – Mamica-de-porca *(Zanthoxyllum rhoifolium* Lam.). Vista geral da superfície do tronco com periderme de textura lisa apresentando elevações com espinhos. 1 cm equivale a 34 mm. (Foto: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

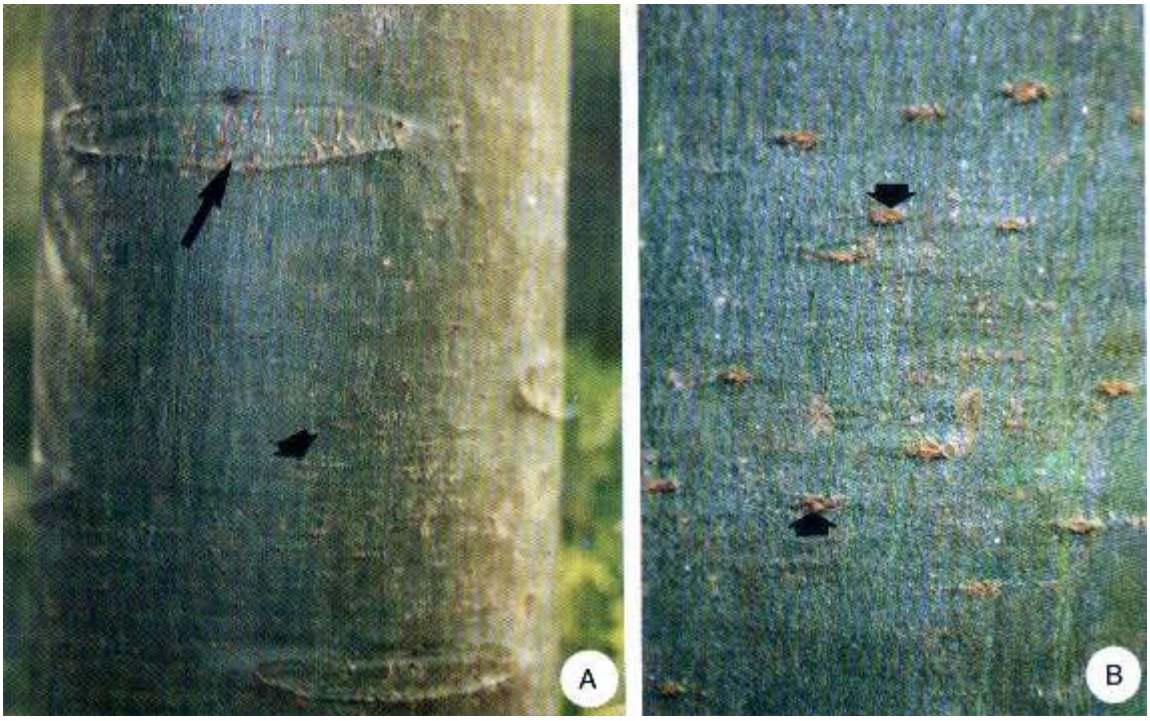


Figura 9.18 – Guapuruvu (*Schyzolobium parahyba* (Veil.) Blake). A – Vista geral da superfície do tronco com cicatrizes foliares (seta longa) e lenticelas visíveis (seta curta). B - Detalhe das lenticelas. 1 cm em A e B equivale a 18 mm. (Fotos: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

Figura 9.19 – Jabuticabeira (*Myrciaria cauliflora* (Mart.) O. Berg.). Vista geral da superfície do tronco com periderme de textura lisa, variegada e esfoliante. Barra = 42 μμ. (Foto: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

Figura 9.20 – Cerejeira-do-mato *(Eugenia involucrata* DC). Vista geral do tronco com periderme de textura lisa, variegada e esfoliante. 1 cm equivale a 25 mm. (Foto: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

Figura 9.21 – Pau-ferro *(Caesalpinia ferrea* Mart. Ex. Tul.). Vista geral do tronco com periderme esfoliante. Primeira periderme de textura escamosa e as demais de textura lisa. (Foto: C. G. Costa).

Figura 9.22 – Pau-mulato (*Calycophyllum spruceanum* Benth.). A – Vista geral do tronco com textura lisa e esfoliante. B – Detalhe da região esfoliante. (Foto: C. G. Costa).

Figura 9.23 – Sapucaia (*Lecythis psonis* Cambess.). Vista geral do tronco com textura fissurada e presença de epífitas vasculares. (Foto: C. G. Costa).

Figura 9.24 – Escova *(Callistemon speciosum* DC). Vista geral da superfície do tronco com periderme de textura fissurada ondulada. (Foto: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

Figura 9.25 – Jacaranda (*Jacaranda mimosifolia* D. Don.). Vista geral da superfície do tronco com periderme de textura rendilhada e esfoliante. (Foto: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

* 1 cm em 21, 22A e B, 23, 24 e 25 equivale respectivamente a 230 mm, 420 mm, 170 mm, 170 mm, 53 mm e 50 mm.

21

22A

22B

23

24

25

Figura 9.26 – Amendoim-bravo (*Pterogyne nitens* Tul). Vista geral da superfície do tronco com periderme de textura escamosa e esfoliante. Barra = 85 mm. (Foto: A. E. Luchi e S C. Mazzoni-Viveiros).

Figura 9.27 – Angico-do-cerrado *(Anadenanthera falcata* (Benth) Speg.). Vista geral da superfície do tronco com periderme espessa. 1 cm equivale a 25 mm. (Foto: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros).

Figura 9.28 – Sobreiro *(Quercus suber* L,}. Vista geral da superfície do tronco com periderme espessa e fissurada. apresentando liquen (seta fina) e briófita (seta grossa) corno epífitas cortícolas. Barra – 42 mm. (Foto: A. E. Luchi e S. C, MazzoniA/iveiros).

Figura 9.29 – Vista geral de uma figueira *(Ficus* sp. – Moraceae) apresentando uma epífita vascular -*Aechmea purpureo-rosea* (Hooker) Wawra, espécie da famflia Bromeliaceae endêmica do Estado do Rio de Janeiro. Barra = 300 mm. (Foto: A. E. Luchi e S. C. Mazzoni-Viveiros)

Figura 9.30 – Candelabro-vermelho (*Erithrina speciosa* Andr.). Vista geral da superfície do tronco com periderme espessa. Barra = 130mm. (Foto: C. G. Costa)

SEÇÃO III

Anatomia dos Órgãos Vegetativos

Esta seção é composta pelos capítulos Raiz, Caule e Folhaz, que representam os órgãos vegetativos das plantas. Nestes três capítulos são abordados aspectos sobre a origem, estrutura, variações e função desses órgãos. No capítulo Raiz, além dessas abordagens, é apresentada a terminologia referente à formação de gemas caulinares em raízes. No capítulo Folha, as autoras prpoõem uma nova terminologia para a bainha e para o feixe vascular com base na continuidade topográfica.

Capítulo 10

Raiz

Beatriz Appezzato-da-Glória[1]
Adriana Hissae Hayashi[2]

A raiz é uma estrutura axial relativamente simples quando comparada ao caule. O desenvolvimento do meristema apical da raiz do embrião resulta na formação da raiz primaria. Nas gimnospermas e dicotiledôneas, a raiz primaria e suas ramificações constituem o sistema radicular pivotante. Nas monocotiledôneas, a raiz primaria, em geral, desenvolve-se por curto período de tempo, de tal forma que o sistema radicular e formado pelas raízes adventícias que se originam no caule, formando o sistema radicular fasciculado.

Através da morfologia externa, as partes constituintes que podem ser observadas nas raízes são a coifa, zona lisa ou de crescimento, zona pilífera e zona de ramificação. Anatomicamente são reconhecidas as regiões de divisão celular (corresponde a combinação do meristema apical mais a porção da raiz onde as divisões celulares ocorrem), de alongamento (o alongamento das células nesta região resulta num aumento do comprimento da raiz) e de maturação (local em que a maioria dos tecidos primários completa seu desenvolvimento).

As raízes são órgãos especializados em fixação, absorção, reserva e condução. No entanto, outras funções importantes relacionadas as adaptações são observadas nas seguintes raízes: grampiformes, ou aderentes; cinturas, ou estranguladoras; respiratórias, ou pneumatóforos; escoras; tabulares; de reserva; haustórios; contrácteis; e gemíferas.

Associações que levam a adaptações especiais também são verificadas nas raízes. Micorrizas são associações de raízes e fungos. Os fungos parecem ter a função de converter minerais do solo (como o fósforo) e matéria orgânica degradada em formas assimiláveis ao hospedeiro. Em troca, o hospedeiro produz açúcares, aminoácidos e outros materiais orgânicos acessíveis ao fungo. *Myrmecodia echinata* possui raiz tuberosa repleta de domáceas, que são câmaras que servem como abrigo para as formigas (pequenas casas de formigas). A associação entre bactérias dos gêneros *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium e* as raízes de leguminosas origina os nódulos radiculares fixadores de nitrogênio. Algumas não-leguminosas fixam nitrogênio em

[1] Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ/USP Cx. Postal 09. 13418-900 Piracicaba, SP
[2] Pos-doutoranda pela Universidade de Sao Paulo - Piracicaba, SR

nódulos formados em associação com outros microrganismos. Exemplo: *Alnus* (planta arbórea) e *Frankia* (bactéria filamentosa).

Origem e Formação dos Tecidos

Meristema apical da raiz

O principal fenômeno da origem da raiz no embrião e a organização do meristema apical na extremidade inferior do hipocótilo.

O ápice da raiz e coberto por uma coifa, estrutura protetora do meristema apical em crescimento. As células são vivas e contem amido. As paredes da periferia da coifa e as voltadas para o interior da raiz parecem possuir consistência mucilaginosa que lubrifica a raiz durante a sua passagem através do solo e facilita a eliminação das células periféricas e a separação da coifa dos flancos da raiz em crescimento. Na mesma velocidade em que as células da coifa são descamadas, novas células são adicionadas pelo meristema apical. Alem de proteger o meristema apical e ajudar a raiz a penetrar no solo, a coifa também desempenha outra função importante, ou seja, controla as respostas da raiz a gravidade. A percepção da gravidade esta correlacionada com a sedimentação dos estatólitos, que são grandes amiloplastos dentro de células específicas da coifa, particularmente na columela (região central da coifa, especialmente se as células ocorrem em fileiras extremamente ordenadas).

No ápice da raiz, o promeristema tem organização definida e variável nos diferentes grupos vegetais. Foram reconhecidos dois tipos principais de organização. No primeiro (Fig. 10.1), as três regiões – cilindro vascular, córtex e coifa – tem, cada qual, a própria fileira de células iniciais (organização apical do tipo fechado); no segundo, todas as regiões tem iniciais comuns (organização apical do tipo aberto) (Fig. 10.2).

Com relação ao meristema, o termo "inicial" e utilizado para denominar a célula que se divide repetidamente; no entanto, ela mesma permanece meristemática. Estudos do promeristema radicular indicam certa inatividade das células iniciais, apesar da atividade mitótica mais intensa ocorrer a uma pequena distancia destas células. Assim, o promeristema e constituído por um corpo de células iniciais centrais quiescentes (centre quiescente) e pelas camadas celulares periféricas que se dividem ativamente. As variações na distribuição das mitoses e no grau de aumento do volume celular contribuem para a diferenciação inicial das diversas regiões tissulares.

Os tecidos meristemáticos primários -protoderme, meristema fundamental e procâmbio - dão origem, respectivamente, a epiderme, ao córtex e ao cilindro vascular, constituindo a estrutura primaria da raiz.

Uma das características mais evidentes da diferenciação epidérmica e o aparecimento dos pelos radiculares, os quais atingem seu maior desenvolvimento além da zona de alongamento, aproximadamente no nível em que tem inicio a maturação do xilema.

O córtex aumenta em diâmetro em decorrência de divisões periclinais e do aumento radial das células. O numero de divisões que ocorre no córtex e limitado e, ao final do desenvolvimento primário da raiz, a camada mais interna e denominada endoderme, caracterizada pela presença das estrias de Caspary.

Na diferenciação do cilindro vascular, em geral, o periciclo e a primeira região identificável. A diferenciação vascular tem inicio com uma crescente vacuolação e aumento dos elementos traqueais do metaxilema. Posteriormente, ocorre a maturação dos primeiros elementos do floema (protofloema) e, a seguir, os primeiros elementos do protoxilema localizados junto ao periciclo desenvolvem paredes secundárias e amadurecem.

Estrutura Primária da Raiz

O corte transversal da estrutura primaria da raiz revela nítida separação entre os três sistemas de tecidos: dérmico, fundamental e vascular.

Epiderme

A epiderme, em geral, e unisseriada. Algumas células epidérmicas sofrem expansão tubular e se diferenciam em pelos radiculares (Fig. 10.3), aumentando a superfície de absorção. Identifica-se fina cutícula junto a epiderme, na região de absorção de algumas raízes. As paredes das células da epiderme oferecem pouca resistência a passagem de água e sais minerais para o interior da raiz.

Em raízes aéreas de algumas orquidáceas, aráceas epffitas e de outras monocotiledôneas terrestres, ha uma epiderme múltipla constituída de células mortas com paredes espessadas denominada velame, que da proteção mecânica ao córtex e reduz a perda de água.

Córtex

Corresponde a região compreendida entre a epiderme e o cilindro vascular. E constituído por varias camadas de células parenquimáticas que, normalmente, não apresentam cloroplastos, mas contem amido.

Algumas raízes desenvolvem uma camada especializada, a exoderme (Fig. 10.3), abaixo da epiderme e do velame. A exoderme corresponde a camada mais externa do córtex, com uma ou mais células de espessura, cujas paredes desenvolvem estrias de Caspary e podem constituir uma barreira apoplástica ao fluxo da água e dos íons (Hartung et al., 2002).

As células do córtex apresentam, geralmente, disposição radiada, podendo-se verificar, algumas vezes, diferenciação entre o córtex externo e o interno. Os espaços intercelulares são proeminentes no córtex da raiz. Em plantas aquáticas, estes espaços são muito desenvolvidos, formando um aerênquima típico.

Ao contráario do restante do córtex, a camada mais interna, a endoderme, possui um arranjo compacto e carece de espaços intercelulares. Esta camada e caracterizada pela presença de estrias de Caspary (Figs. 10.3 e 10.4) em suas paredes radiais e transversais. A estria, que lembra uma fita, esta presente na porção media da parede primaria e é composta por lignina (mais hidrofílica que a suberina), suberina, celulose e outros carboidratos e proteínas da parede celular

(Wu et al., 2003). A suberina pode ser de dois tipos: alifática (acíclica) ou aromática (cíclica). A alifática e mais hidrofóbica e a aromática, mais hidrofílica. Firme-mente aderida a estria, encontra-se a membrana plasmática. Visto que a endoderme e compacta *e* as estrias de Caspary são pouco permeáveis a água e íons, todas as substancias que entram e saem do cilindro vascular normalmente passam pelo protoplasto das células da endoderme. Portanto, a endoderme tem uma função extremamente importante na raiz, que e desviar o fluxo de solutos do apoplasto (via espaços intercelulares e paredes celulares) para o simplasto (através da membrana plasmática ou dos numerosos plasmodesmos que fazem a conexão citoplasmática das células da endoderme com as células vizinhas, tanto no córtex como no cilindro vascular).

A endoderme e a exoderme (quando presente) diminuem o refluxo de íons acumulados no cilindro vascular e no córtex, dificultando a sua perda para a solução do solo (Steudle, 2000).

Estudos recentes têm mostrado que, sob condições de alta transpiração, nas horas do dia de maior temperatura e déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) no ar, ocorre aumento no fluxo de água, íons e acido abscíico (ABA) no xilema pela passagem desses compostos através da parede da endoderme (fluxo apoplástico) desde a raiz ate a câmara subestomática (Hartung et. al., 2002). Sugere-se ao leitor que consulte o texto "O papel fisiológico da endoderme", do professor Carlos Pimentel, para maiores detalhes sobre o assunto.

Nas raízes que não apresentam crescimento secundário, o córtex é mantido e verifica-se um deposito adicional de camadas de suberina alternadas com camadas de ceras nas paredes tangenciais da endoderme. Em seguida, ha deposição de celulose e lignina. Se esta acontece apenas na parede interna, forma-se o espessamento em "U" (Fig. 10.5), e se ocorre nas paredes externa e interna, e formado o espessamento em "O". Em geral, as células da endoderme opostas aos pólos de protoxilema (ver estrutura secundaria) retém as estrias de Caspary e não sofrem espessamentos adicionais, sendo denominadas células de passagem.

Cilindro vascular

Compreende uma ou mais camadas de células não vasculares - o periciclo - e tecidos vasculares (Figs. 10.3 e 10.5). Localizado entre a endoderme e os tecidos vasculares (xilema e floema), o periciclo, em geral, e unisseriado e pode ser constituído de parênquima ou conter esclerênquima. No periciclo têm origem as raízes laterais e parte do cambio e, em muitas raízes, o felogênio.

O xilema, geralmente, forma um maciço sólido provido de projeções (arcos) que se dirigem em direção ao periciclo; neste caso, o cilindro vascular e sólido (Fig. 10.3). Os cordões de floema alternam-se com os arcos do xilema (Figs. 10.3 a 10.7). O número de arcos e variável, e as raízes podem ser denominadas diarcas (dois arcos) (Fig. 10.7), triarcas (três arcos), tetrarcas (quatro arcos) e poliarcas (cinco ou mais arcos) (Fig. 10.8). O xilema e exarco, pois a maturação dos elementos traqueais ocorre centripetamente (Figs. 10.6 e 10.7), ou seja, os elementos de protoxilema estão voltados para a periferia do órgão e os elementos de metaxilema, para o interior. Se o xilema não se diferencia no centre da raiz, este e ocupado por medula constituída de parênquima ou esclerênquima; neste caso, o cilindro vascular e oco (Fig. 10.8).

Em geral, as raízes adventícias, presentes em todas as monocotiledôneas e em muitas dicotiledôneas, são sifonostélicas, pois se originam do caule e, a exemplo deste, apresentam parênquima medular originado do meristema fundamental e, portanto, possuem cilindro vascular oco (Fig. 10.8). O que determina a presença ou não de medula nas raízes adventícias e o número de arcos do xilema primário. Raízes adventícias com poucos arcos podem ter medula ausente. Nas dicotiledôneas e gimnospermas, as raízes que são oriundas da radícula do embrião são protostélicas, pois o cilindro vascular e sólido (Fig. 10.3). Se houver parênquima, este e potencialmente vascular, pois se origina do procâmbio.

Raízes Laterais

Aparecem a certa distância do meristema apical, na zona de ramificação, e possuem origem endógena a partir de divisões anticlinais e periclinais do periciclo. A raiz lateral jovem, ou primórdio de raiz, apresenta coifa, meristema apical e tecidos meristemáticos primários. Com o desenvolvimento, o primórdio aumenta em tamanho e se projeta para o córtex, possivelmente secretando enzimas que "digerem" algumas células corticais, ou afastando mecanicamente as células corticais localizadas no seu caminho (Fig. 10.8). Ha conexão vascular quando os tecidos vasculares da raiz lateral se ligam aos tecidos vasculares da raiz de origem (Fig. 10.8).

Estrutura Secundária da Raiz

As raízes de gimnospermas e dicotiledôneas, em geral, apresentam crescimento secundário. Tal crescimento resulta da atividade de dois meristemas secundários ou laterais – câmbio e felogênio (Figs. 10.9 a 10.11).

O cambio origina-se das divisões das células do procâmbio que permanecem indiferenciadas entre o floema e o xilema primários (Fig. 10.9 - seta). Por esse motive, o cambio apresenta inicialmente o formato de faixas, cujo numero depende do tipo de raiz; por exemplo, numa raiz tetrarca ha quatro faixas cambiais (Fig. 10.9). Em seguida, as células do periciclo, localizadas opostas aos pólos de protoxilema, dividem-se e conectam-se as faixas cambiais e, conseqüentemente, o câmbio envolve completamente o xilema. Este câmbio apresenta o mesmo formato do xilema; por exemplo, em cortes transversais, possui formato quadrangular nas raízes tetrarcas. Com a formação do xilema secundário em posição oposta ao floema, o cambio e deslocado para a periferia, apresentando formato circular (Fig. 10.10).

O cambio de origem procambial (formado na face interna do floema) produz todos os elementos dos sistemas axial e radial dos tecidos condutores secundários, e o cambio que tem origem no periciclo forma apenas parênquima radial. Os raios produzidos pelo cambio de origem pericíclica (oposto aos pólos de protoxilema), freqüentemente, são os mais largos (Fig. 10.11).

O felogênio pode se originar de qualquer camada da região cortical ou, ainda, com maior freqüência, da região pericíclicas. Com o funcionamento do felogênio (Fig. 10.11), surge a periderme, que e formada de súber (felema), localizado externamente, e felogênio e feloderme, localizados internamente.

A combinação do aumento em espessura dos tecidos vasculares e do periciclo força o córtex em direção a periferia. Este, não aumentando em circunferência, rompe-se e é eliminado junto com a epiderme (Fig. 10.11).

Variações no Crescimento Secundário

As raízes que armazenam reservas apresentam variações na atividade do câmbio, resultando em estruturas secundarias que fogem ao padrão comum, denominadas estruturas não-usuais[3].

As raízes tuberosas desenvolvem-se por meio de: a) proliferação de parênquima nos tecidos vasculares secundários. Exemplo: cenoura; b) câmbios acessórios (supranumerários) - o câmbio original produz relativamente poucos tecidos vasculares secundários no centre da raiz. Os câmbios supranumerários, formados (em camadas concêntricas) não associados ao cambio original, produzem camadas de crescimento que correspondem a xilema repleto de parênquima, para dentro, e a floema, para fora. Exemplo: beterraba; c) câmbios adicionais. - Na batata-doce, o processo inicia-se a semelhança da cenoura; entretanto, células do cambio adicional (Fig. 10.12) desenvolvem-se ao redor de elementos de vasos isolados ou agrupados no xilema secundário (Fig. 10.13). Estes câmbios produzem poucos elementos traqueais próximo aos vasos e poucos elementos crivados distante deles, e dão origem ao parênquima de reserva em ambas as direções.

Raízes Adventícias

São raízes que se originam em partes aéreas das plantas (caules e, algumas vezes, folhas), em caules subterrâneos e em regiões mais ou menos velhas das próprias raízes. Podem desenvolver-se em plantas intactas crescendo em condições naturais ou apos sofrer algum tipo de estimulo. Desempenham papel importante na propagação vegetativa das plantas e, desse modo, este fenômeno tem sido explorado nas pesquisas de fitormônios bem como em processes de micropropagagao in *vitro.* A origem destas raízes, assim como a das laterais, e endógena. As raízes adventícias formam-se nas proximidades dos tecidos vasculares (na região do periciclo) e crescem entre os tecidos localizados ao redor do seu ponto de origem. O desenvolvimento destas raízes *e* semelhante ao das laterais (Figs. 10.14 a 10.16). Em caules mais velhos, as raízes adventícias podem encontrar um obstáculo ao seu crescimento, devido a presença de uma bainha de esclerênquima perivascular, que pode desviar a raiz de seu curso, normalmente radial.

[3] Estruturas secundárias não-usuais já foram descritas na literatura com a denominação de "estruturas anômalas". Entretanto, esta denominação vem sendo abandonada, uma vez que tais estruturas não representam nenhuma anomalia funcional, tampouco estrutural.

Raízes Gemíferas

A formação *de* gemas caulinares em raízes (Fig. 10.17), embora seja um fenômeno comum em plantas herbáceas, apenas recentemente vem sendo confirmada em espécies arbóreas de florestas tropicais brasileiras. Existem dois tipos de gemas radiculares, as adicionais e as reparativas. As gemas adicionais são formadas num sistema radicular não perturbado e tendem a ser endógenas na origem. Durante o crescimento secundário da raiz, podem tornar-se perenes ao crescerem simultaneamente com o cambio, de modo que traces vasculares são produzidos no xilema secundário. For outro lado, gemas reparativas são formadas, de novo, em resposta a senescência, injuries ou outros tipos de perturbação, em qualquer período do crescimento secundário da raiz. Tipicamente, são de origem exógena, podendo os traces vasculares ser ausentes ou, se presentes, não atingir o centre da raiz (Fig. 10.17).

Leitura Complementar

APPEZZATO-DA-GLORIA, B. **Morfologia de Sistemas Subterrâneos: Histórico e Evolução do Conhecimento no Brasil.** Ribeirão Preto: Ed. A. S. Pinto, 2003. 80 p.

APPEZZATO-DA-GLORIA, B.; ESTELITA, M.E.M. The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandeuilla illustris* (Veil.) Woodson and *M. uelutina* (Mart, ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica,** v. 23, n. 1, p. 27-35, 2000.

BELL, A.D.; BRYAN, A. **Plant form:** an illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford: University Press, 1993. 341 p.

BOSELA, M.J.; EWERS, FW. The mode of origin of root buds and root sprouts in the clonal tree *Sassafras albidum* (Lauraceae). **American Journal of Botany,** v. 84, n. 11, p. 1466-1481, 1997.

CUTTER, E.G. **Plant anatomy:** organs experiment and interpretation. Part 2. London: Edward Arnold, 1971.336 p.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p.

FAHN, A. **Plant anatomy.** Oxford: Pergamon Press, 1982. 599 p.

GALSTON, A.W. **Life processes of plants.** New York: Scientific American Library, 1994. 245 p.

HARTUNG, W.; SAUTER, A.; HOSE, E. Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? **Journal of Experimental Botany,** v. 53, n. 366, p. 27-32, 2002.

HAYASHI, A.H.; PENHA, A.S.; RODRIGUES, R.R.; APPEZZATO-DA-GLORIA, B. Anatomical studies of shoot bud-forming roots of Brazilian trees species. **Australian Journal of Botany,** v. 49, n. 6, p. 745-751, 2001.

HAYWARD, D.H. **Estrutura de las plantas utiles.** Buenos Aires: ACME, 1953. 667 p.

LINS, A.L.FA.; OLIVEIRA, PL. Origem, aspectos morfológicos e anatômicos das raízes embrionárias de *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott (Araceae). **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi,** serie botânica, v. 10, n. 2, p. 221-236, 1994.

MOREIRA, M.F; APPEZZATO-DA-GLORIA, B.; ZAIDAN, L.R Anatomical aspects of IBA-treated microcuttings of *Gomphrena macrocephala* St. Hil. **Brazilian Archives of Biology and Technology,** v. 43, n. 2, p. 221-227, 2000.

PIMENTEL, C. **O papel fisiológico da endoderme.** In: 55" Congresso Nacional de Botânica. Viçosa, 2004. CD-Rom: Simpósios, Palestras e Mesas-Redondas.

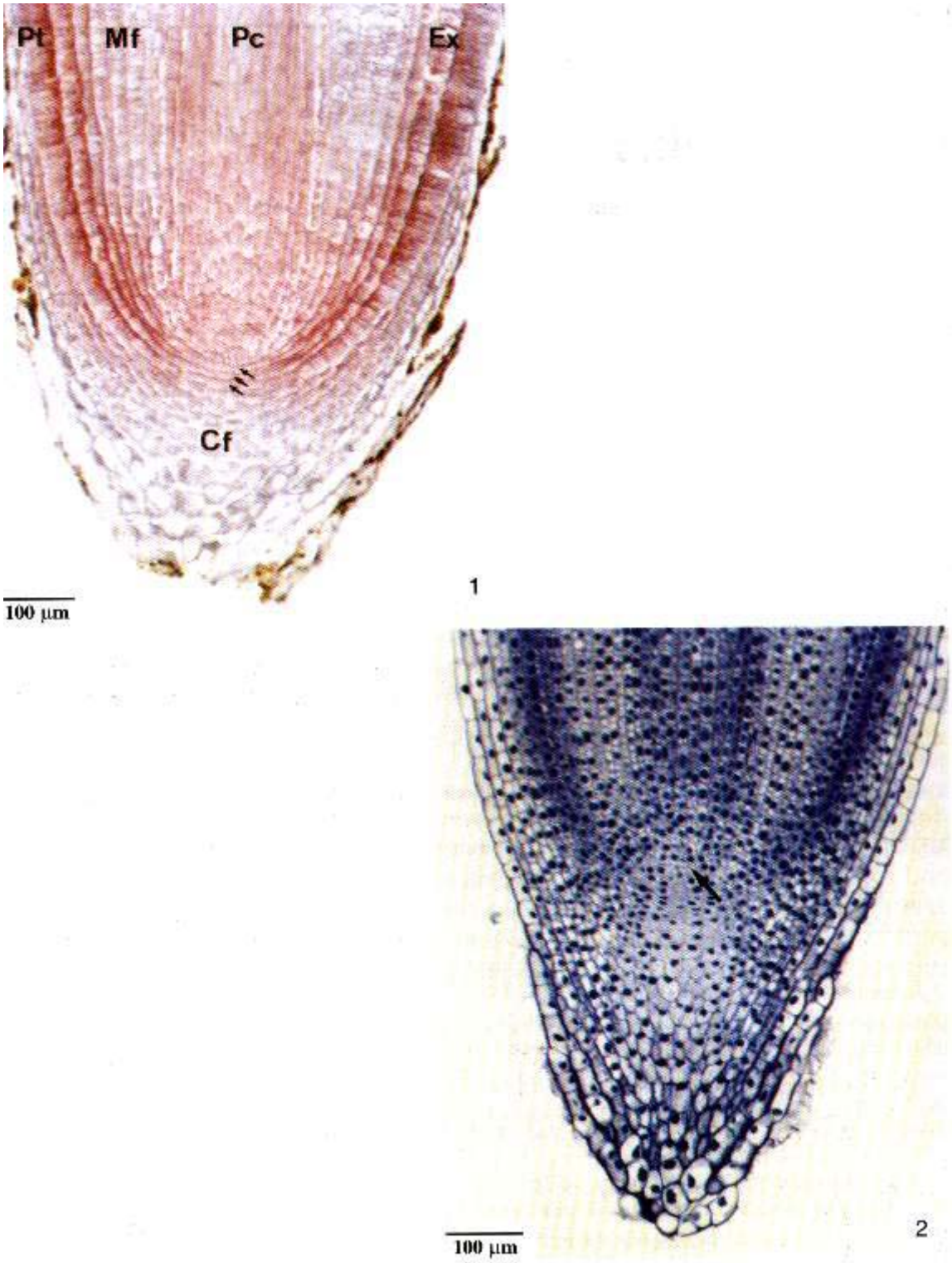
RAVEN, PH.; EVERT, R.F; EICHHORN, S.E. **Biologia vegetal.** 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1982. p. 496-507.

STARR, C.; TAGGART, R. **Plant structure and function.** V. Belmont, Wadsworth: Publishing Company, 1995. p. 482-544.

STEUDLE, E. Water uptake by roots: effects of water deficit. **Journal of Experimental Botany, v. 51, p.**

1531-1542, 2000.

WU, X.; LIN, J.; ZHU, J.; HU, Y; HARTMANN, K.; SCHREIBER, L. Casparian strips in needles of Pinus *bungeana:* isolation and chemical characterization. **Physiologia Plantarum,** v. 117, p. 421-424, 2003.



Figuras 10.1 e 10.2 – Meristema apical e regiões derivadas da raiz. 10.1- *Mandevilla velutina* possui três fileiras de iniciais (setas). Protoderme (Pt) e coifa (Cf) tem origem comum na primeira fileira de iniciais. A futura exoderme (Ex) tem origem na segunda fileira de iniciais e o restante do meristema fundamental (Mf) e o procâmbio (Pc) tem origem comum na terceira fileira de iniciais. 10.2 – Em *Allium cepa,* todas as regiões da raiz originam-se de um grupo de iniciais comuns (seta).

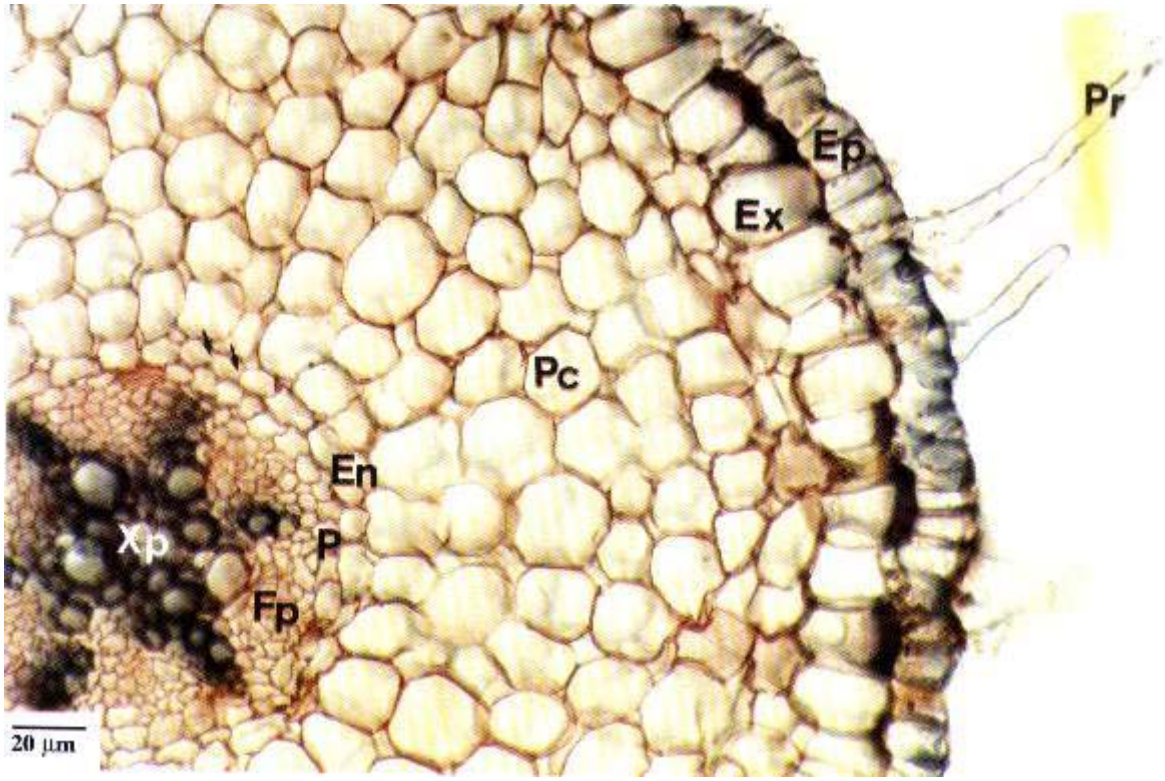


Figura 10.3 – Corte transversal da raiz hexarca de *Mandevilla velutina.* As setas indicam as estrias de Caspary. Ep = epiderme; Pr = pelo radicular; Ex = exoderme; PC = parênquima cortical; En = endoderme; P = periciclo; Xp = xilema primário; Fp = floema primario.

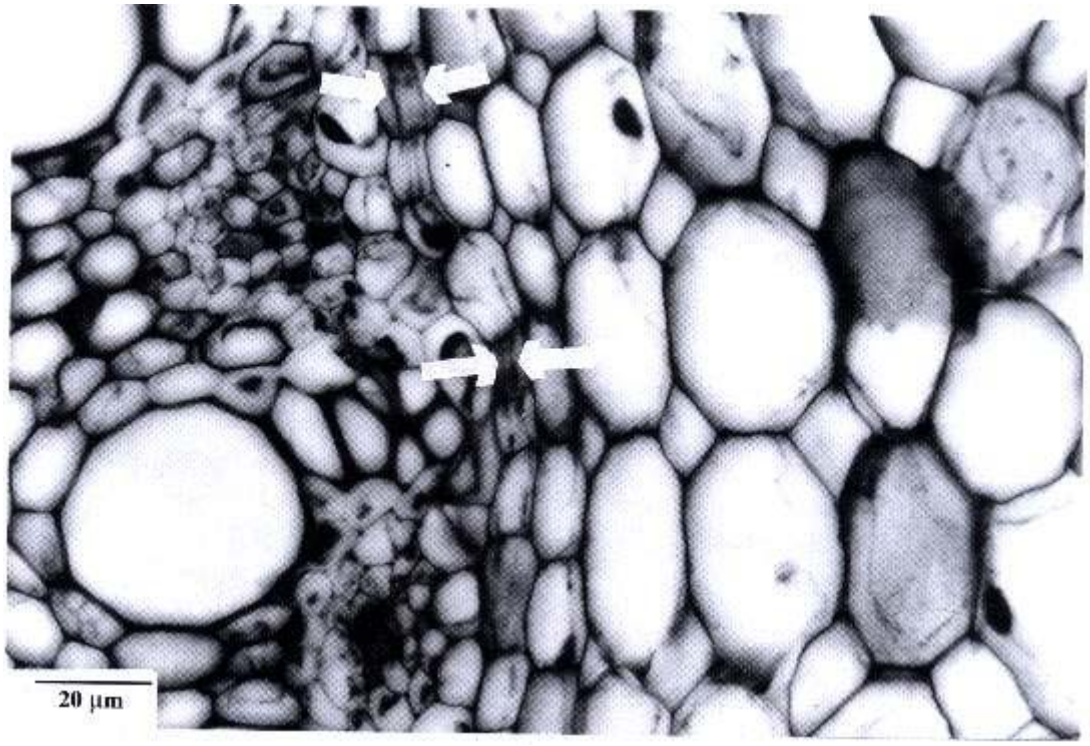
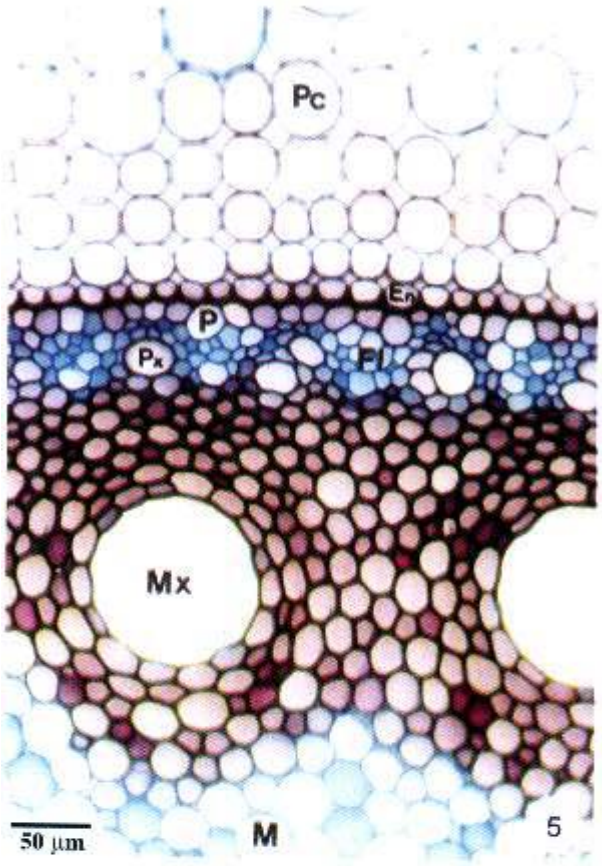


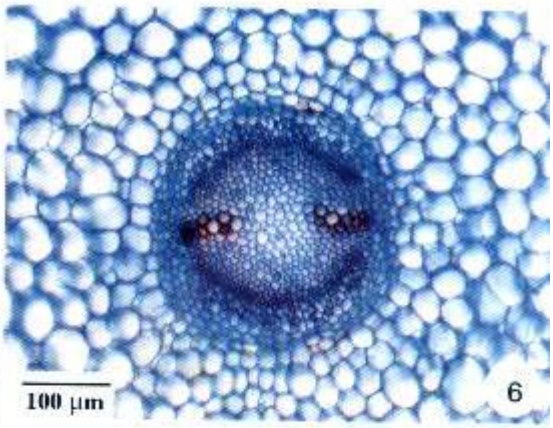
Figura 10.4 - Corte transversal da raiz adventícia de *Montrichardia Imifera* mostrando estrias de Caspary nas paredes anticlinais (radiais e transversais) das células da endoderme (setas). (Fotografia gentilmente cedida por Lins e Oliveira, 1994).

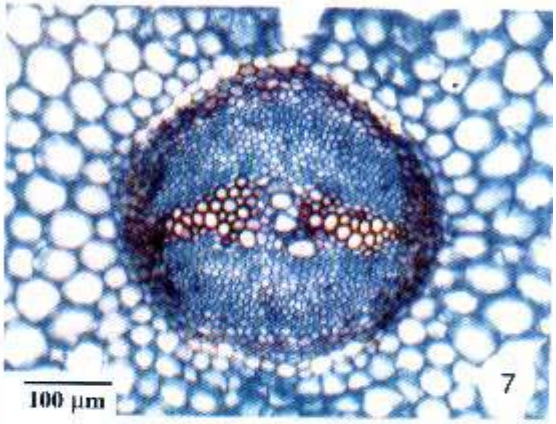
Figura 10.5 – Corte transversal da raiz de milho *(Zea* mays) evidenciando a endoderme com espessamento em "U". PC = parênquima cortical; En = endoderme; P = periciclo; Px = protoxilema; MX = metaxilema; Fl = floema; M = medula.

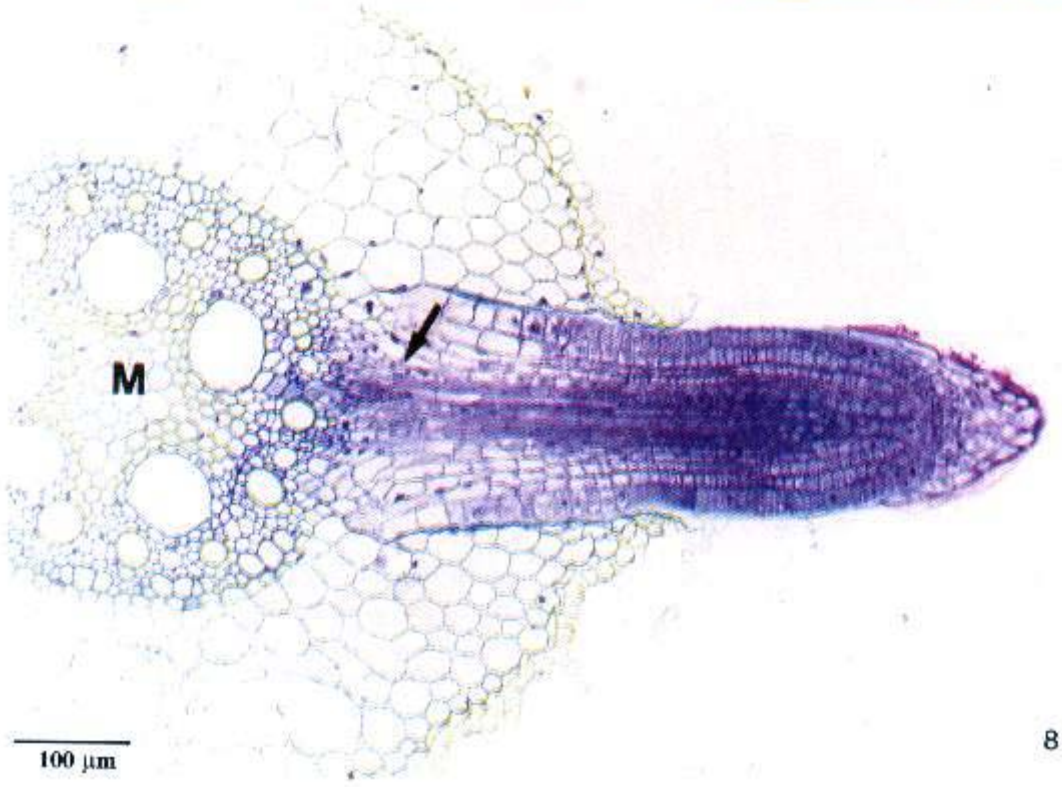
Figuras 10.6 e 10.7 – Cortes transversais do cilindro vascular da raiz de amora *(Morus alba)* mostrando a maturação do xilema primário. 10.6 – Fase inicial da maturação. 10.7 – Fase final da maturação.

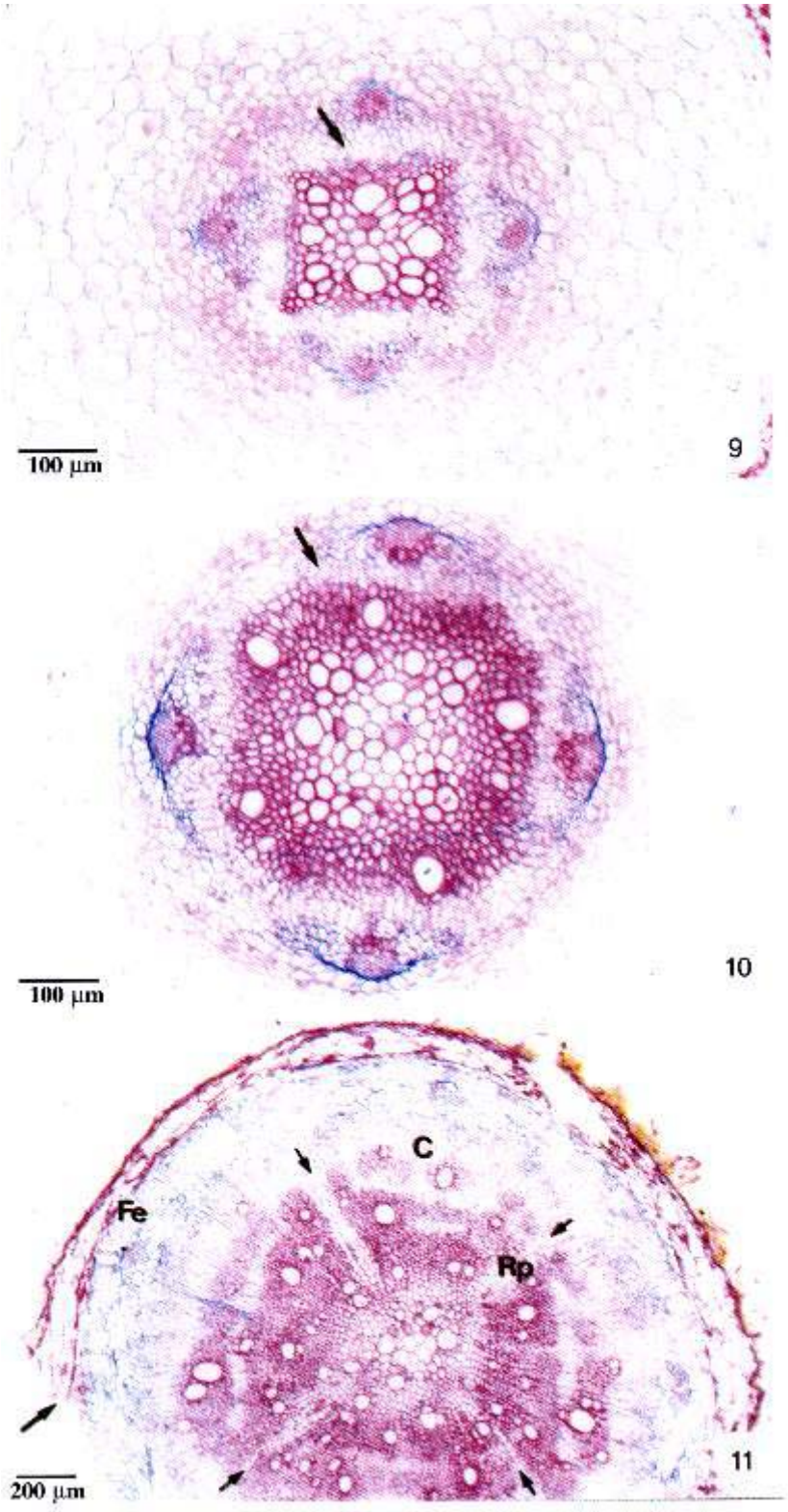
Figura 10.8 – Corte transversal da raiz de milho *(Zea* mays) mostrando uma raiz lateral originada de divisões do periciclo. A raiz lateral já atravessou o córtex e a epiderme, alcançando o meio externo. Também são evidenciados a organização da coifa e do meristema apical e o início da conexão vascular com a raiz de origem (seta). M = medula.


Pc
En
P
Px
Fl
Mx
M
50 µm
5

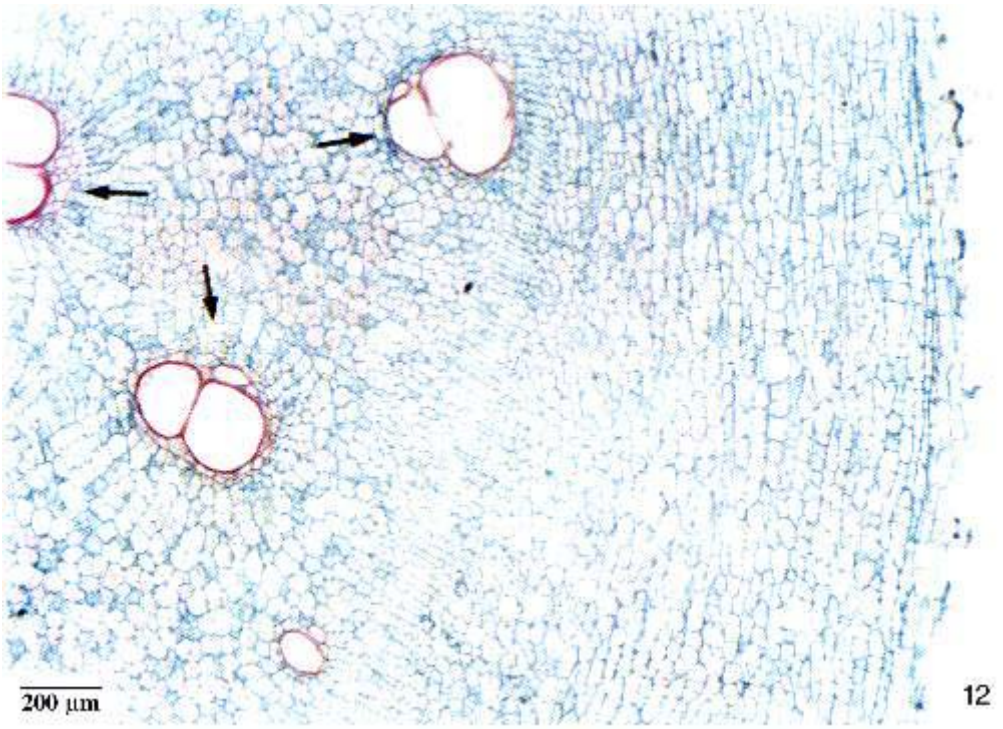

100 µm
6

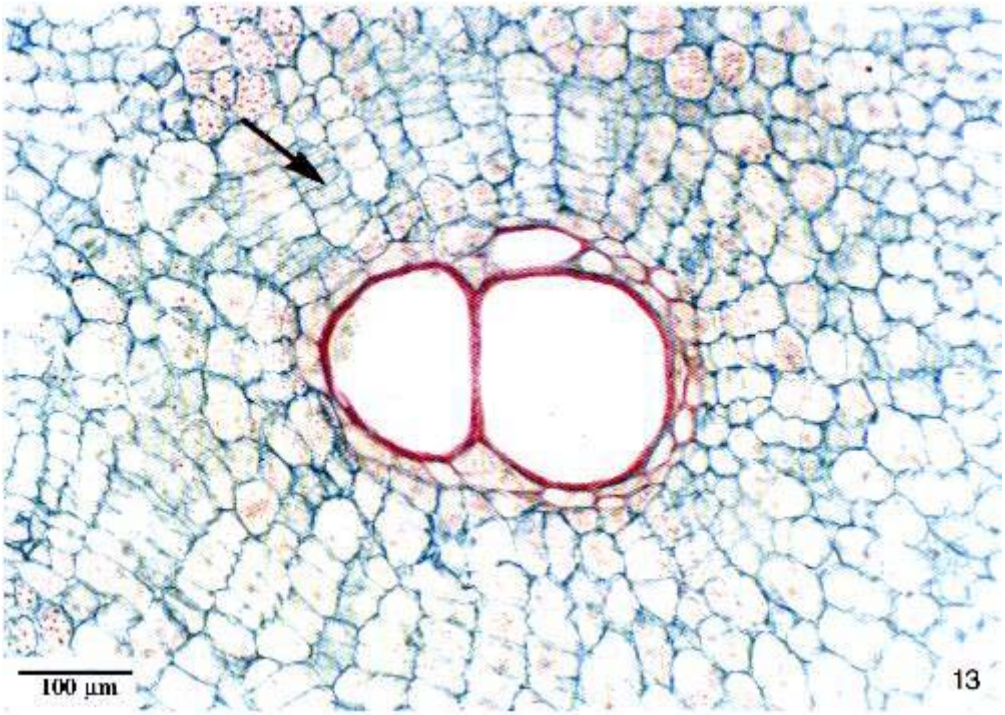

100 µm
7


M
100 µm
8

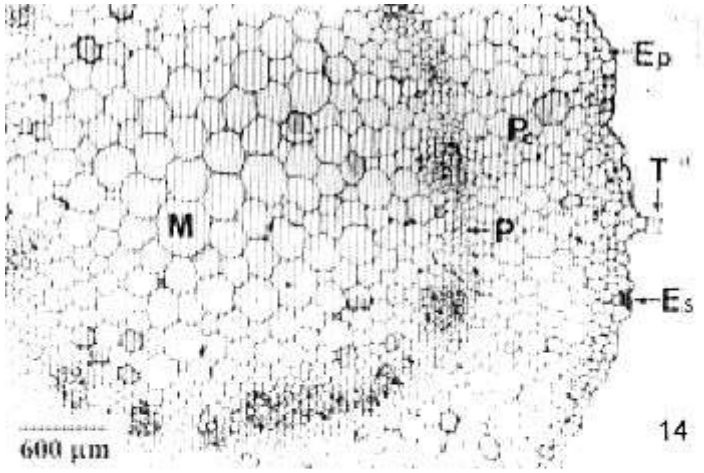


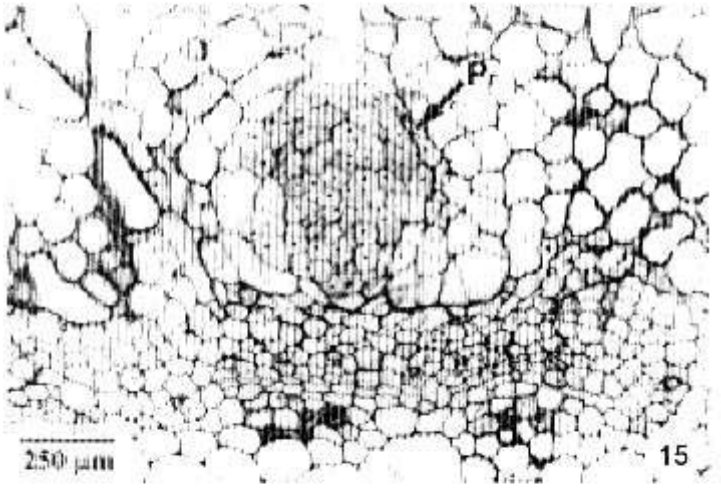
Figuras 10.9 a 10.11 – Cortes transversais da raiz de feijão *(Phaseolus uulgaris)* em diferentes estádios de desenvolvimento. 10.9 – Estrutura primária (a seta indica o cambio). 10.10 – Passagem da estrutura primária para a secundaria (a seta indica o câmbio). 10.11- Estrutura secundaria mostrando a epiderme e parte do córtex sendo eliminados (seta maior). As setas menores indicam os raios vasculares. Fe = felogênio; Rp = raios parenquimáticos mais largos; C = câmbio.

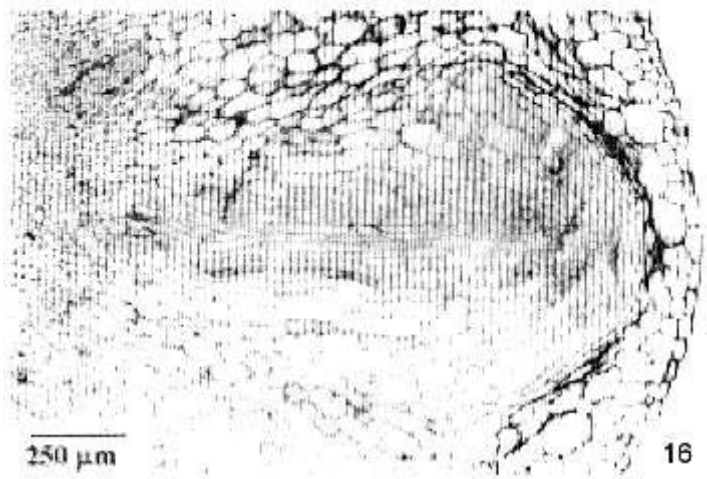




Figuras 10.12 e 10.13 – Cortes transversais da raiz de batata-doce *(Ipomoea batatas)*. 10.12 - Câmbios adicionais (setas). 10.13 – Detalhe de um grupo de elementos de vaso do xilema secundário, ao redor do qual se encontra o cambio adicional (seta).







Fonte: adaptado de Moreira et al., 2000.

Figuras 10.14 a 10.16 – Cortes transversais do caule de *Gomphrena macrocephala*. 10.14 – Caule em estrutura primária. 10.15 – Desenvolvimento de um primórdio de raiz adventícia a partir do periciclo proliferado. 10.16 - Primórdio radicular atravessando o córtex, próximo a epiderme. Ep = epiderme; T = tricoma; Es = estômato; PC = parênquima cortical; P = periciclo; M = medula; Pr = primórdio radicular.

Fonte: adaptado de Hayashi et al., 2001.

Figuras 10.17 – Corte transversal da raiz de *Machaerium stipitatum.* Observa-se o desenvolvimento de duas gemas a partir da proliferação parenquimática resultante das divisões de células derivadas do periciclo, dos raios parenquimáticos e do cambio.

Capítulo 11

Caule

Maria das Graças Sajo[1]
Neuza Mariade Castro[2]

As plantas superiores em estádio embrionário apresentam apenas um eixo, denominado hipocótilo-radicular, que possui na sua porção superior uma ou mais folhas embrionárias (cotilédones) e um primórdio de gema. Tal primórdio pode ser formado apenas por um grupo de células meristemáticas ou por um eixo caulinar com entrenós curtos e um ou mais primórdios foliares, conjunto este chamado de plúmula. O caule desenvolve-se a partir do epicótilo (região localizada acima do cotilédone ou cotilédones), embora a parte superior do eixo hipocótilo-radicular (abaixo do cotilédone ou cotilédones), possa também constituí-lo.

O caule é o órgão da planta que sustenta as folhas e as estruturas de reprodução e estabelece o contato entre esses órgãos e as raízes. As plantas superiores apresentam a mesma organização básica caulinar: observam-se os nós, que representam as regiões de inserção das folhas, e os entrenós, que compreendem as regiões entre dois nós consecutivos. Exatamente acima do ponto de inserção de cada folha desenvolvem-se gemas, que se localizam nas axilas foliares, e são por isso denominadas gemas axilares ou laterais. Na porção terminal do caule encontram-se a gema apical, formada por uma região meristemática, primórdios foliares e gemas axilares em desenvolvimento (Fig. 11.1 e 11.2).

Organização do Meristema Apical

O meristema apical caulinar da maioria das angiospermas apresenta na sua porção distai o promeristema, organizado em duas regiões: a túnica e o corpo (Fig. 11.3). A túnica, que varia em espessura, representa as camadas celulares mais externas (uma a seis camadas, sendo mais comum duas), que se dividem apenas no plano anticlinal (em ângulo reto com a superfície). O corpo ocupa uma posição interna e adjacente à túnica, e as divisões celulares são orientadas em todos os planos. O corpo e cada camada da túnica

[1] Departamento de Botânica. IB, Cx. Postal 199. 13506-900 Rio Claro, SP
[2] Instituto de Biologia, UFU, Cx. Postal 593. 38400-902 Uberlândia, MG

têm suas próprias células iniciais e o ápice caulinar da maioria das angiospermas é formado por três camadas de células superpostas: duas camadas de túnica e a camada de iniciais do corpo. Quando a túnica é bisseriada, as suas camadas são denominadas L1 e L2 (L de "layer", camada em inglês); a camada de iniciais do corpo (subjacente à segunda camada da túnica) denomina-se L3.

A maior parte do corpo é constituída pela zona de células-mãe centrais (células vacuoladas e com baixa atividade mitótica). Esta zona é circundada, com um anel, pelo meristema periférico (células de citoplasma mais denso e com alta atividade mitótica), que se origina parcialmente da túnica e parcialmente do corpo. Abaixo da zona de células-mãe centrais está localizado do meristema da medula.

A camada L1 desenvolve-se na protoderme. O meristema periférico origina o procâmbio e parte do meristema fundamental (córtex e, às vezes, parte da medula), e o meristema medular dá origem à medula.

O meristema apical do caule, quando em crescimento ativo, origina rápida e sucessivamente os primórdios foliares, não permitindo a distinção, na fase inicial, dos nós e entrenós. À medida que o crescimento prossegue, ocorre o alongamento dos entrenós, sendo possível a distinção das regiões nodais onde estão inseridas as folhas.

O ápice caulinar - gema apical -, além de contribuir para o crescimento em comprimento (altura) do caule, origina os primórdios foliares (que se diferenciarão em folhas) e as gemas axilares (Figs. 11.1 a 11.3), que aparecem na axila de cada folha. As gemas axilares, estruturalmente idênticas ao ápice caulinar, são caules em miniatura com um meristema apical dormente e várias folhas jovens. As gemas axilares podem tanto ser vegetativas, quando se desenvolvem em ramos caulinares, quanto florais, quando se desenvolvem numa flor ou num grupo de flores. Em algumas espécies, o próprio ápice caulinar transforma-se em gema floral e, neste caso, o caule apresenta crescimento determinado. As gemas florais diferem das gemas vegetativas em tamanho, padrão e áreas de atividade mitótica. Em alguns caules, *as* gemas axilares possuem crescimento determinado e se modificam para formar espinhos ou gavinhas; entretanto, essas gemas podem ocasionalmente voltar ao estádio de crescimento vegetativo, originando ramos caulinares idênticos ao eixo principal.

Pelo fato de as gemas axilares formarem-se superficialmente, diz-se que as ramificações caulinares têm origem exógena, em oposição à origem endógena das ramificações radiculares.

Estrutura Primária do Caule

Quando se observa um corte transversal de caule em locais onde os tecidos provenientes do meristema apical se encontram perfeitamente diferenciados, podem-se reconhecer quatro regiões de fora para dentro: sistema de revestimento, córtex, cilindro oco do sistema vascular e medula (Fig. 11.4).

Epiderme

O sistema de revestimento, ou epiderme, que se origina da protoderme, é geralmente uniestratificado, recoberto por cutícula, e pode apresentar estômatos e tricomas, como a epiderme foliar. Os primeiros estádios da formação dos estômatos e tricomas são observados nos entrenós mais jovens, que ocupam posição adjacente ao meristema apical. Nos entrenós inferiores, portanto, mais velhos, os tricomas encontram-se maduros e os estômatos já podem estar formados. A cutícula é extremamente delgada na região do meristema apical, mais espessa na região subapical e às vezes está completamente formada a alguns entrenós do ápice caulinar. A epiderme é um tecido vivo, cujas células se dividem por mitose, permitindo sua distensão tangencial durante o crescimento em espessura do caule.

Córtex

Internamente à epiderme encontra-se o córtex, que se origina do meristema fundamental. A camada mais externa do córtex é a exoderme, que no caule de muitas espécies não é distinta morfologicamente das demais camadas corticais. Na maioria das plantas, a região cortical é homogênea e composta apenas por tecido parenquimático fotossintetizante. Às vezes, camadas subepidérmicas diferenciam-se em colênquima (Fig. 11.4) ou esclerênquima (Fig. 11.12), como tecidos de sustentação. Em algumas espécies, o córtex caulinar possui células especializadas secretoras de látex, mucilagem ou resina. Algumas células corticais podem ainda conter cristais de oxalato de cálcio ou depósitos de sílica.

Na maioria das plantas, as células corticais organizam-se compactamente; mas em algumas angiospermas, particularmente nas aquáticas, desenvolvem-se grandes câmaras de ar para flutuação, formando um aerênquima (Fig. 11.5). Neste caso não se observam tecidos de sustentação na região cortical. Plantas com caules suculentos, como muitas Cactaceae, possuem no córtex áreas de células com paredes delgadas, que, por conterem alta proporção de água, formam um parênquima aqüífero. Outras espécies portadoras de caules especializados, como órgãos de reserva ou de propagação vegetativa (cormos, bulbos e rizomas), acumulam grãos de amido na região cortical.

Na maioria dos caules, a delimitação entre córtex e cilindro vascular é de difícil visualização. Entretanto, em algumas espécies, a camada mais interna do córtex é distinta das demais, e suas células podem ser maiores (Fig. 11.4) e apresentar grãos de amido (Fig. 11.6) ou estrias de Caspary. Esta camada, chamada de bainha amilífera ou camada endodermóide, representa a endoderme que sempre está presente nos caules, raízes e folhas. Mesmo não apresentando qualquer especialização morfológica nos caules, a endoderme está presente como uma camada com características químicas e fisiológicas próprias.

Sistema vascular

Internamente à endoderme encontra-se o periciclo, que representa a camada periférica do cilindro vascular e tem origem no procâmbio. O periciclo pode ser formado por uma ou várias camadas de células; na maioria dos caules, ele é parenquimático e pouco diferenciado morfologicamente. Em algumas espécies, como *Cucúrbita* e *Aristolochia* (Fig. 11.7), o

periciclo é perfeitamente distinto por se diferenciar nas chamadas fibras perivasculares, observadas nesses caules. As células do periciclo possuem alta capacidade de divisão celular, e, nos caules que crescem em espessura (crescimento secundário), essa divisão origina o câmbio interfascicular. O periciclo pode ainda originar as raízes adventícias formadas a partir do caule.

O sistema vascular primário origina-se do procâmbio de regiões próximas do meristema apical (Fig. 11.2). Nas dicotiledôneas esse sistema vascular pode estar organizado na forma de cilindro oco ou de anel de feixes concêntricos separados por parênquima ao redor da medula central (Figs. 11.4, 11. e 11.7), de acordo com a disposição do procâmbio (cilindro oco ou grupo de células). Nas monocotiledôneas, os feixes vasculares primários em geral não se organizam concentricamente, aparecendo dispersos no parênquima fundamental (Fig. 11.12) ou dispostos em dois ou mais anéis distintos, de acordo com a distribuição do procâmbio (grupos dispersos ou concêntricos).

Os feixes vasculares são formados por xilema e floema primários, e, em geral, o floema ocupa posição externa ao xilema, originando feixes colaterais (Figs. 11.4, 11.7 e 11.8). Em alguns caules, como os de *Cucurbita*, os feixes podem ser bicolaterais, com floema aparecendo externa e internamente ao xilema (Fig. 11.9). Feixes anfivasais (Fig. 11.10) nos quais o xilema envolve completamente o floema, raramente ocorrem nos caules de dicotiledôneas, mas são freqüentes em monocotiledôneas. Algumas espécies de monocotiledôneas apresentam feixes biconcêntricos (Fig. 11.11), onde o xilema forma dois anéis concêntricos separados por um anel de floema.

Como mencionado anteriormente o xilema e o floema primários originam-se do procâmbio (Fig 11.2). e já bem próximo do meristema apical observam-se células condutoras do xilema (traqueídes ou elementos de vaso) em início de diferenciação. As primeiras células xilemáticas a se diferenciarem são chamadas de elementos de protoxilema (Figs. 11.8, 11.9 e. 11.15); ao contrário do observado nas raízes, o protoxilema do caule forma-se na porção interna dos feixes vasculares próximo à medula caulinar (Fig. 11.7 e 1 1.15). Portanto, no caule, o protoxilema é endarco. Na realidade, a posição do protoxilema nos caules *e* raízes é uma das características mais importantes para diferenciar estes dois órgãos, principalmente quando eles já se encontram em estrutura secundária.

Em razão do crescimento celular intenso, observado na região do caule onde os primeiros elementos vasculares estão se diferenciando, o protoxilema é logo obliterado e desativado. Externamente ao protoxilema, outras células do procâmbio diferenciam-se e originam elementos traqueais maiores, que constituem os elementos de metaxilema (Fins. l'! .'/ a 1 1.9 *e* 11.15). Por se diferenciarem em regiões caulinares onde as células cessaram seu crescimento, os elementos de metaxilema não são obliterados e permanecem ativos. Em caules que não sofrem crescimento em espessura, os elementos de metaxilema são as únicas células condutoras funcionais, durante toda a vida do órgão. Processo similar ocorre na parte externa de cada feixe vascular: as células do exterior diferenciam-se em protofloema. que, portanto, é exarco, como observado na raiz; as células contíguas ao metaxilema tornam-se metafloema (Figs. 11.8 e 11.9). Como as células condutoras do floema só apresentam paredes primárias, os elementos de proto e de metafloema são idênticos entre si. Entretanto, os elementos de protofloema não suportam o processo de crescimento prolongado e morrem quando submetidos a estresse. Conseqüentemente, esses elementos têm vida muito curta e, em geral, são funcionais por apenas um dia. Talvez, por isso, as células do protofloema nunca se mostrem bem diferenciadas e as células do metafloema só se diferenciem tardiamente, quando todas as células adjacentes já tiverem parado de crescer.

Na maioria das dicotiledôneas, o sistema vascular primário dos caules é formado por feixes de xilema e floema que aparecem como unidades independentes, em corte transversal. Entretanto, essa individualidade é apenas aparente, pois cada um dos feixes constitui uma porção de um mesmo retículo cilíndrico. Cada feixe vascular conecta-se com os adjacentes em porções superiores e inferiores do caule, e cada um deles pode ramificar-se, formando outros feixes vasculares do caule e, ou, feixes que irão irrigar as folhas (traços foliares) e as gemas laterais (traços de gemas laterais). Nas dicotiledôneas, o sistema vascular das folhas conecta-se ao do caule, na região dos nós, e a divergência de um ou *mais* feixes caulinares, em direção às folhas (traços foliares), forma uma ou mais lacunas preenchidas por parênquima no sistema vascular do caule (lacuna foliar). O número de lacunas e de traços foliares por lacuna pode ser particular de um determinado táxon. Também na região dos nós observam-se feixes que se dirigem para as gemas axilares (traços de gemas axilares) e se conectam ao sistema vascular do caule, em regiões imediatamente acima das lacunas foliares. Na maioria das espécies existem dois traços para cada gema ou ramo.

Internamente ao sistema vascular, na região central do caule encontra-se a medula, que é formada por tecido parenquimático (Figs. 11.4 e 11.6). Em alguns caules, a parte central da medula é destruída durante o crescimento do órgão, formando os chamados caules fistulosos, como em algumas espécies escandentes (Fig. 11.7).

Esse tipo de organização vascular, onde o centro do órgão é preenchido por uma medula parenquimática e os feixes vasculares se dispõem num cilindro ou anel concêntrico, é chamado de eustelo. Nos eustelos, o sistema vascular é interrompido pela ocorrência de deslocamentos vasculares, que irão irrigar as folhas (traços foliares) e as gemas laterais (traços de gema).

Nos caules das monocotiledôneas, o sistema vascular primário é formado por feixes de xilema e floema, que, em corte transversal, aparecem como unidades independentes e dispersas de forma aparentemente caótica pelo tecido parenquimático, formando um atactostelo (Fig. 11.12).

O córtex e a medula são muitas vezes contínuos, embora o córtex possa ser delimitado internamente pela presença de uma camada endodérmica, pela ocorrência de um anel de feixes vasculares agrupados ou por um cilindro de células esclerificadas, como observado nos eixos de inflorescências.

O sistema vascular dos caules de monocotiledôneas é bastante complexo. Acompanhando o percurso ascendente de cada feixe, é possível verificar que todos eles se deslocam em direção ao centro do caule, até determinada altura, quando então divergem abruptamente para fora e originam os traços foliares, que irão vascularizar as folhas e inúmeras pontes vasculares que os interconectam aos feixes adjacentes. Em seguida, o feixe maior repete seu percurso ascendente em direção ao centro do caule, onde novamente ocorre uma divergência abrupta, originando novo traço foliar e novas pontes vasculares. Nas monocotiledôneas, cada folha recebe vários traços foliares, provenientes de feixes ascendentes diferentes; estes traços e as pontes vasculares (também deslocadas dos feixes ascendentes) somam-se aos feixes já existentes no caule e contribuem para o aspecto caótico da distribuição vascular do órgão.

A maioria das monocotiledôneas, especialmente aquelas com caules de entrenós curtos e folhas densamente imbricadas, possui um meristema de espessamento primário (Fig. 11.13). Esse meristema, situado na região do periciclo logo abaixo do ápice caulinar, consiste de uma zona estreita de células, que usualmente produz parênquima para o exterior e parênquima e feixes vasculares para o interior (Fig. 11.14). Dessa atividade resulta o

espessamento primário do caule, que ocorre ao mesmo tempo em que o órgão está crescendo em comprimento. O meristema de espessamento primário origina, ainda, as raízes adventícias (Fig. 11.13) e as conexões vasculares que interligam essas raízes, caules e folhas.

Em muitas monocotiledôneas, o meristema de espessamento primário cessa sua atividade a curta distância do ápice e, conseqüentemente, o espessamento caulinar primário *é* limitado. Em outras, o meristema de espessamento primário é contínuo ao meristema de espessamento secundário, que se diferencia em regiões mais distantes do ápice e promove crescimento secundário em espessura.

Crescimento Secundário em Dicotiledôneas

Como observado na raiz, a estrutura secundária do caule é formada pela atividade do câmbio (Fig. 11.15 - A e B) - que origina os tecidos vasculares secundários -, e do felogênio - que dá origem ao revestimento secundário, a periderme (Fig. 11.16).

O câmbio é formado, em parte, pelo procâmbio, que permanece indiferenciado entre o xilema e o floema primários (Fig. 11.8 - câmbio fascicular), e, em parte, pelo pericíclo, que volta a se dividir, dando origem ao câmbio interfascicular, que se conecta com as faixas de procâmbio (Fig. 11.15). Assim, o câmbio é formado pelo câmbio fascicular e pelo câmbio interfascicular, respectivamente.

Quando o câmbio está completamente diferenciado, ele tem a forma de um cilindro oco, entre o xilema e o floema primários, e se estende através dos nós e dos entrenós. Nos caules ramificados, o câmbio do eixo principal é contínuo com o dos ramos, estendendo-se, ainda, até certa distância no interior da folha.

Quando o câmbio entra em atividade, produz, por divisões periclinais, xilema secundário para o interior e floema secundário para a periferia (Fig. 11.15 - B); por meio de divisões anticlinais, o câmbio acompanha o crescimento em espessura do órgão.

Embora a origem e a atividade cambial sejam bastante variadas, é possível reconhecer três padrões usuais de desenvolvimento de estrutura secundária: a) quando, nos entrenós, os feixes vasculares primários são separados por faixas estreitas de parênquima, os tecidos vasculares secundários apresentam-se como um cilindro contínuo, com raios parenquimáticos pouco desenvolvidos (Fig. 11.16); b) quando os feixes vasculares primários são separados por largas faixas de parênquima, os tecidos vasculares secundários aparecem como um cilindro contínuo, com raios parenquimáticos estreitos, ou como feixes separados por largos raios parenquimáticos (Fig. 11.17); e c) a porção interfascicular do câmbio origina apenas raios parenquimáticos.

Algumas dicotiledôneas podem apresentar caules com crescimento secundário reduzido, onde a atividade cambial se limita apenas à região dos feixes vasculares (câmbio fascicular), como acontece, por exemplo, em abóbora *(Cucurbita pepo).*

A adição de novos tecidos vasculares e o conseqüente aumento do diâmetro do caule criam grande tensão no interior do órgão, principalmente nos tecidos localizados externamente ao câmbio. Assim, o floema primário vai se deslocando para fora, sendo esmagado e desativado.

A epiderme, que não consegue acompanhar o crescimento em espessura do órgão por muito tempo, é substituída pela periderme (Fig. 11.16), que se forma a partir do felogênio (Fig. 11.18). No caule das dicotiledôneas, o felogênio forma-se, em geral, a partir de camadas subepidérmicas de parênquima (Fig. 11.19) ou colênquima. Mais raramente, ele pode ter origem em camadas profundas do parênquima cortical, ou até mesmo no floema.

Com o crescimento em espessura, o parênquima cortical primário permanece por um período, se o felogênio for de origem superficial, mas *é* completamente eliminado, quando o felogênio se origina de camadas mais profundas do córtex. No entanto, o parênquima cortical que está presente na estrutura primária de caules e raízes, geralmente, não é mais observado após o crescimento secundário.

Crescimento Secundário Não-Usual, ou Incomum, em Dicotiledôneas

Alguns caules, como os escandentes (lianas ou cipós), apresentam crescimento secundário que difere do descrito anteriormente. Em geral, este crescimento resulta numa grande produção de parênquima, o que garante a flexibilidade necessária ao enrolamento, em busca de luminosidade adequada.

Um tipo de crescimento secundário incomum é observado no caule de primavera *(Bougainvillea* sp. – Fig. 11.18) e *Thunbergia* – Acanthaceae (Fig. 11.19), onde se formam regiões de floema incluso no xilema secundário. Essa posição incomum do floema é decorrente do estabelecimento de várias faixas cambiais sucessivas, que funcionam temporariamente. Cada uma dessas faixas cambiais produz xilema para seu interior e floema para a periferia, até que um novo câmbio se diferencie, externamente, a partir do parênquima floemático. Como resultado, observam-se "ilhas" de floema secundário dispersas no xilema secundário (Fig. 11.18), ou faixas de floema secundário intercaladas com xilema secundário (Fig. 11.19).

Nos caules de algumas espécies escandentes de *Bauhinia,* após algum tempo de crescimento secundário usual, o câmbio cessa seu funcionamento quase que por completo, exceto em dois pontos opostos, que continuam em atividade. Isto resulta na formação de caules achatados, como o observado nas "escadas-de-macaco".

Crescimento Secundário em Monocotiledôneas

O caule da maioria das monocotiledôneas não apresenta crescimento secundário, mas algumas espécies desenvolvem caules espessos em conseqüência da formação de um meristema de espessamento secundário (Figs. 11.20 e 11.21). Este meristema origina-se do parênquima externo aos feixes vasculares (pericíclico), ou pode ser contínuo ao meristema de espessamento primário. Quando entra em atividade, o meristema de espessamento secundário forma novos feixes vasculares e parênquima para o centro do órgão e apenas parênquima para a periferia (Fig. 11.21).

Nas palmeiras verifica-se considerável espessamento caulinar, que ocorre por meio de divisões e crescimento celular do parênquima fundamental, sem que haja estabelecimento de uma faixa meristemática contínua. Esse tipo de crescimento é chamado de secundário difuso, porque a atividade meristemática não está restrita a determinada região do órgão.

Após o espessamento secundário do caule, algumas monocotiledôneas formam periderme, de modo semelhante ao observado nas dicotiledôneas; outras apresentam um tipo especial de tecido protetor, o súber estratificado (Fig. 11.22). Este é formado a partir de grupos de células do parênquima cortical, que se dividem periclinalmente e originam várias camadas de células, cujas paredes se suberificam. Como a diferenciação das células corticais em células meristemáticas não é contínua ao longo de toda a circunferência do órgão, o tecido resultante não é uniforme e inclui células que não sofreram divisão, mas que também se suberificaram. A atividade dessas células meristemáticas é temporária, e o processo pode repetir-se em camadas corticais mais profundas.

Leitura Complementar

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p. FAHN, A.

Plant anatomy. 4. ed. New York: Pergamon Press, 1990. 588p.

RAVEN, R H.; EVERT, R. E; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal.** 6. ed. [S.!.]: Guanabara Koogan, 2001. p. 587-647.

RUDALL, R **Anatomy of flowering plants:** an introduction to structure and development. London: Edward Arnolds, 1987. 80 p.

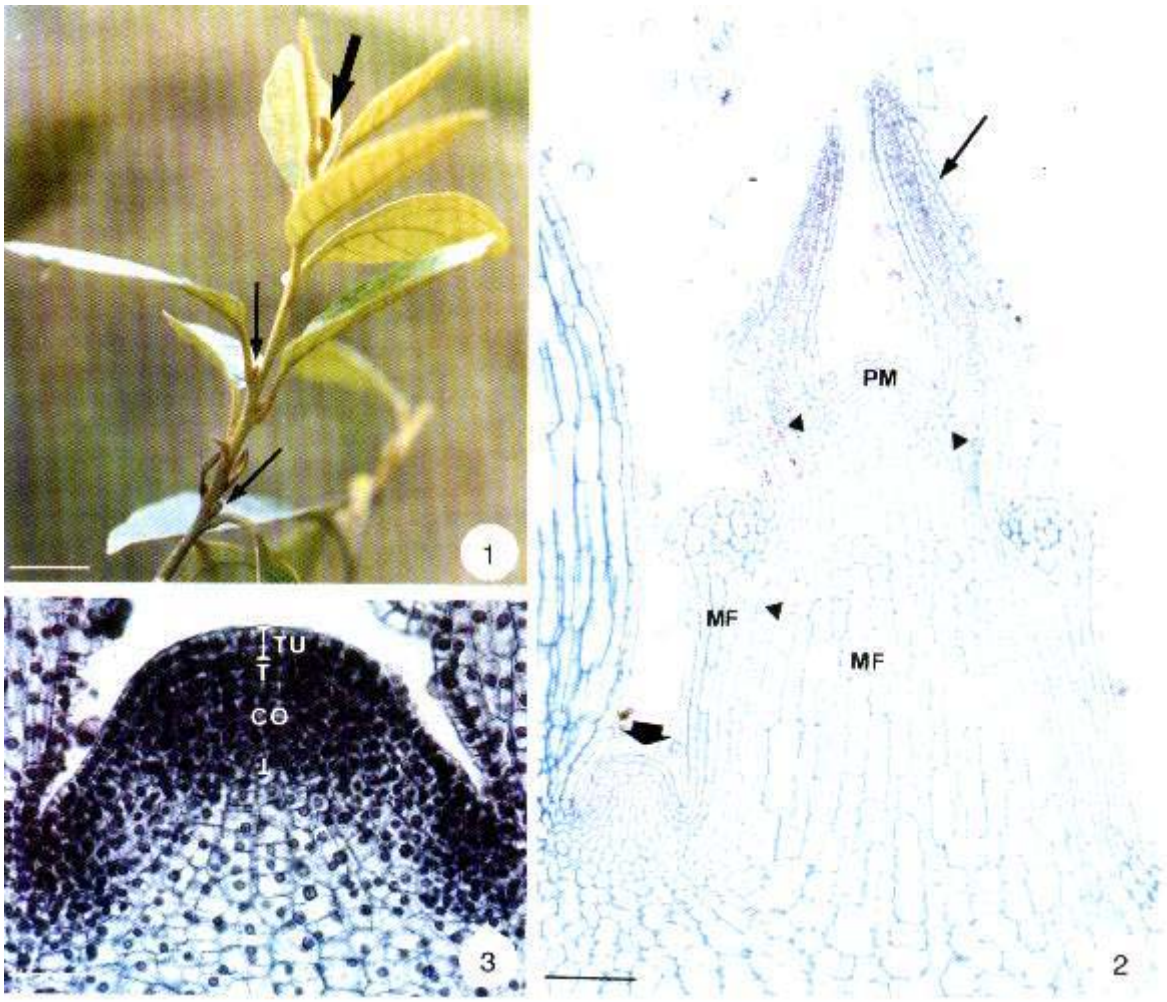


Figura 11.1 – Aspecto externo do caule de *Styrax martii.* Seta grossa = gema apical; setas finas = gemas axilares. Barra = 1 cm.

Figura 11.2 – Corte longitudinal do meristema apical do caule de *Coleus* sp. Seta grossa = gema axilar; seta fina = protoderme; cabeça de seta = procâmbio; MF = meristema fundamental; PM = promeristema. Barra = 500 μum.

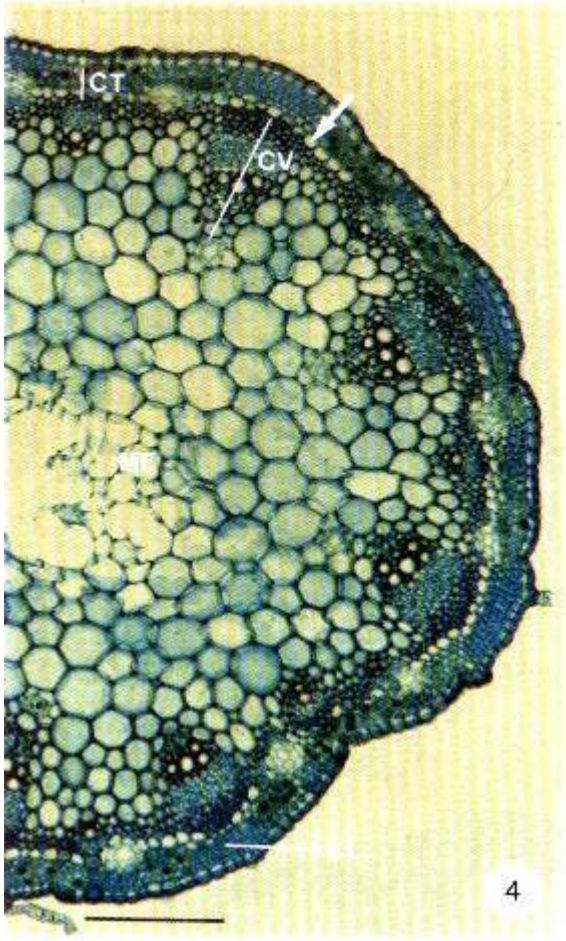
Figura 11.3 – Detalhe da região do promeristema da Figura 11.2 mostrando a túnica (TU) e o corpo (CO). Barra = 50 μm.

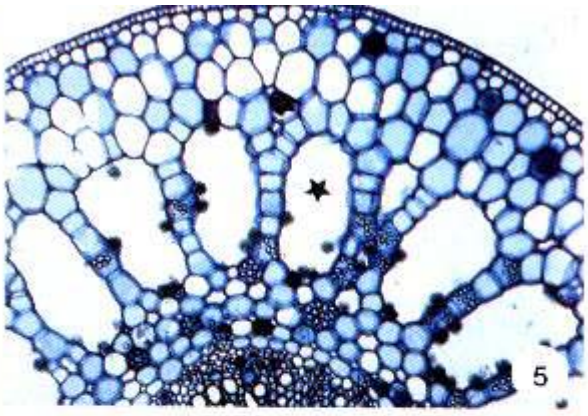
Figura 11.4 – Corte transversal do caule de vareta-de-rojão *(Tagetes* sp.) em estrutura primária. CL = colênquima; CT = córtex; CV = cilindro vascular; ME = medula. Seta branca = bainha amilífera. Barra = 100 μm.

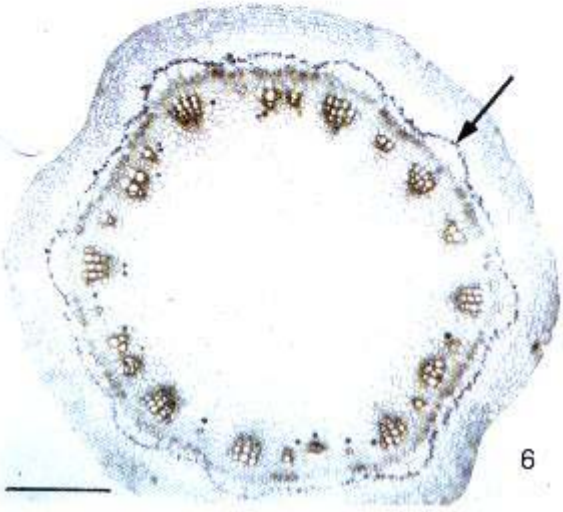
Figura 11.5 - Corte transversal do caule de *Miriophyllum* sp. em estrutura primária mostrando aerênquima (*) na região cortical.

Figura 11.6 - Corte transversal do caule de *Ricinus communis* em estrutura primária mostrando bainha amilífera (seta). Barra = 500 μm.

Figura 11.7 - Corte transversal do caule de *Aristolochia* sp. em estrutura primária. O periciclo pluriestratificado é formado por células esclerificadas (CE). F = floema; MX = metaxilema; PX = protoxilema. Barra = 50 μm.


CT
CV
4


5


6

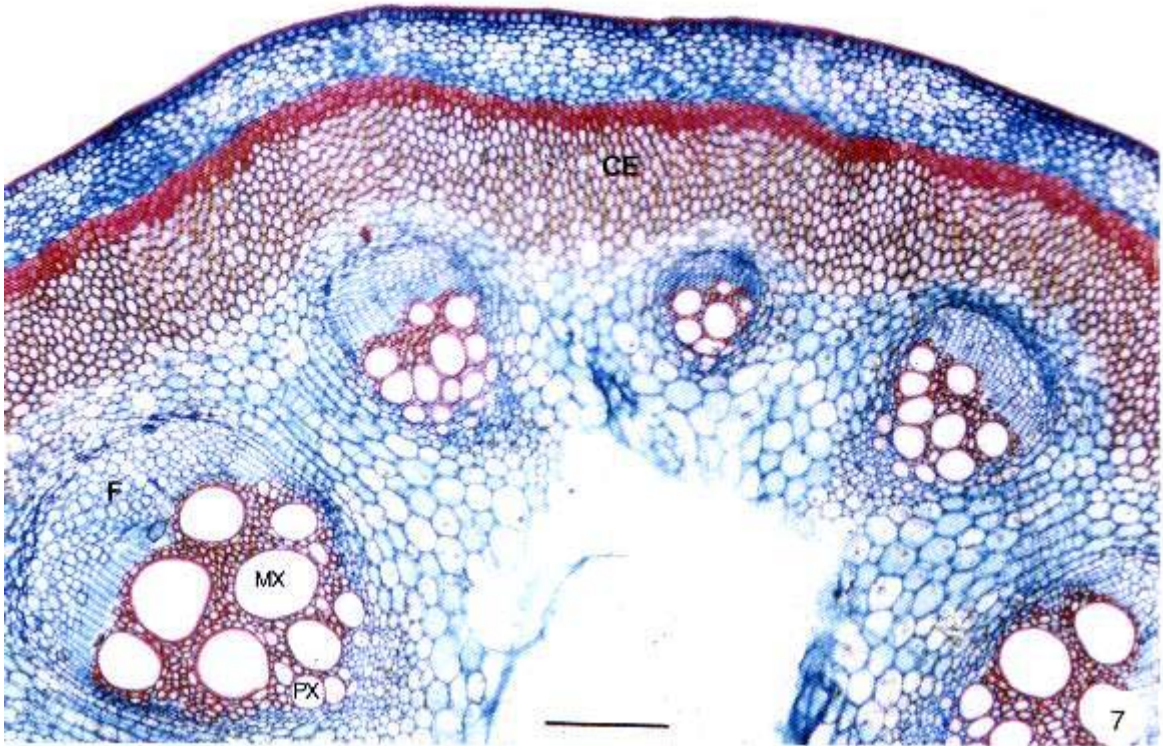
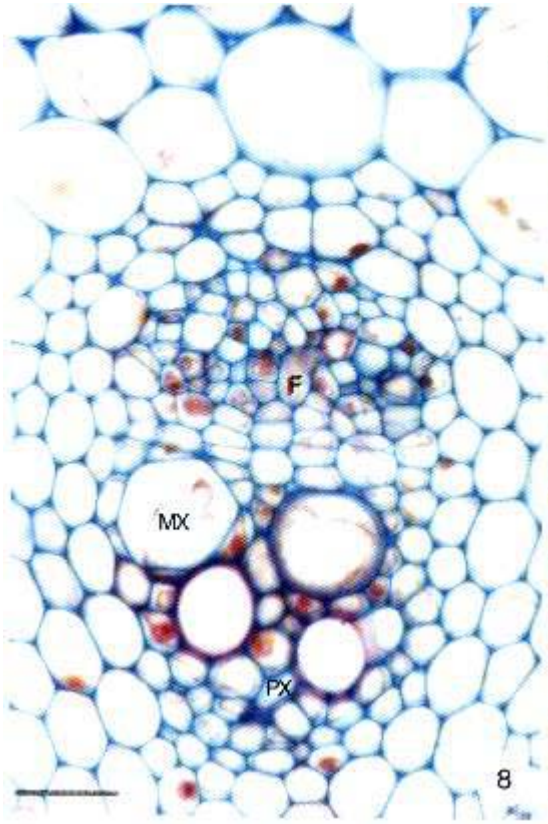

CE
F
MX
PX
7

Figura 11.8 – Feixe vascular colateral do caule de *Rumex* sp. em corte transversal. F = floema; MX = metaxilema; PX = protoxilema. Barra = 100 μm.

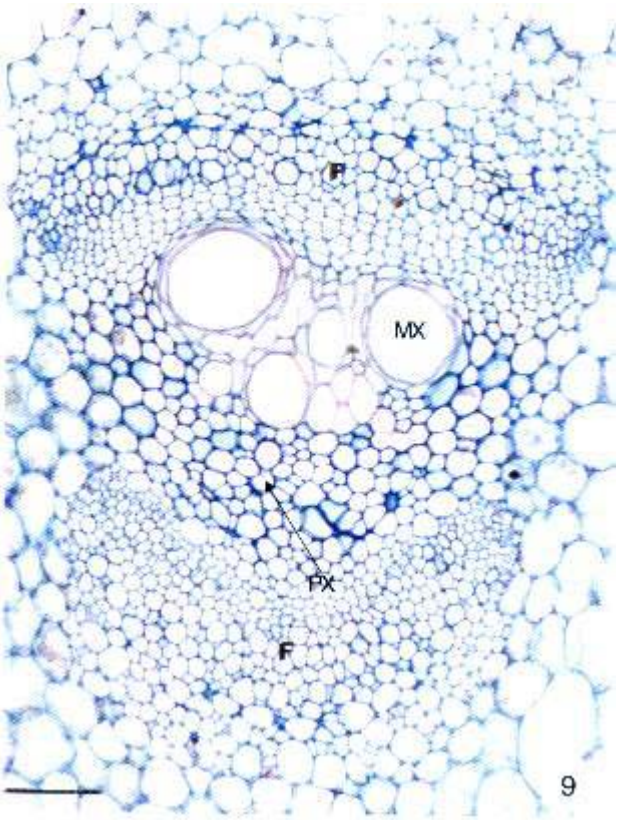
Figura 11.9 - Feixe vascular bicolateral do caule de *Cucurbita* sp. em corte transversal. F = floema; MX = metaxilema; PX = protoxilema. Barra = 100 μm.

Figura 11.10 - Feixe vascular anfivasal do caule de *Cordyline* sp. em corte transversal. F = floema; X = xilema. Barra =100 μm.

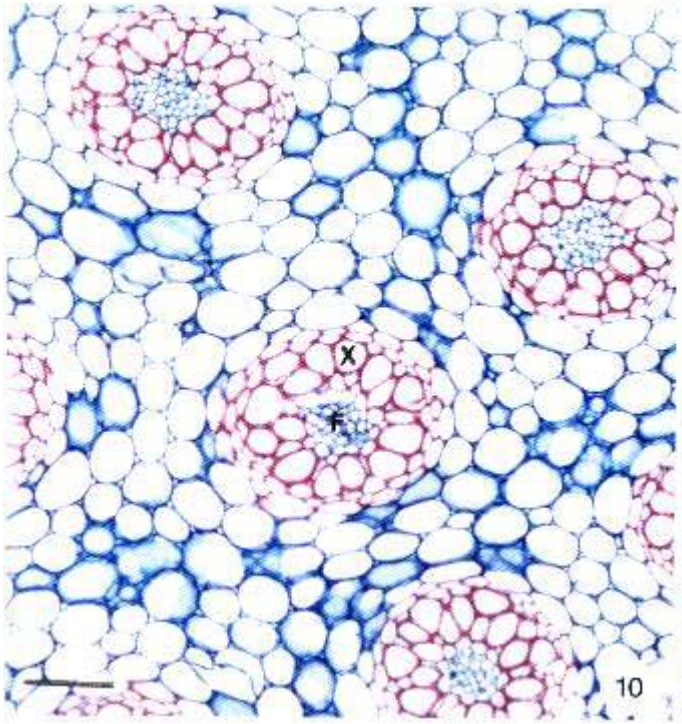
Figura 11.11- Feixe vascular biconcêntrico do caule de *Paepalanthus speciosus* em corte transversal. F = floema; X = xilema. Barra = 100 μm.



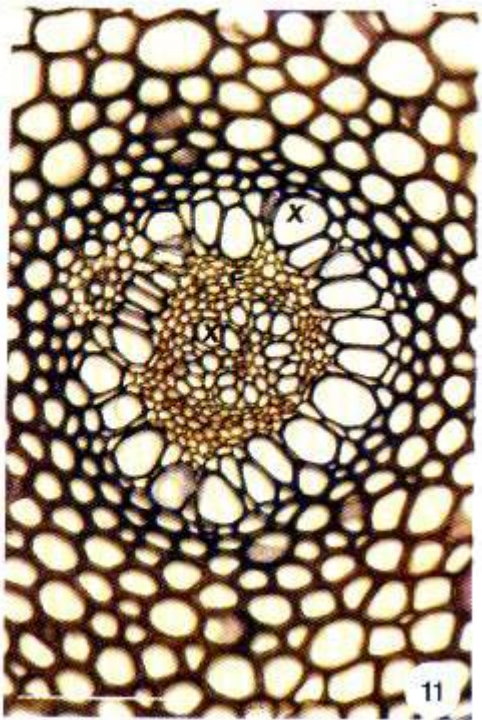
8



9



10

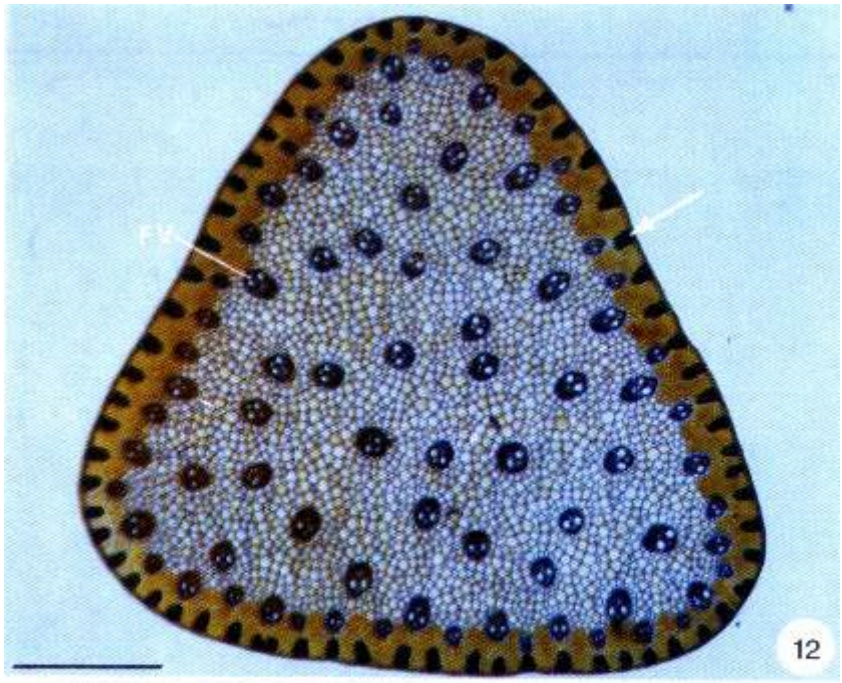


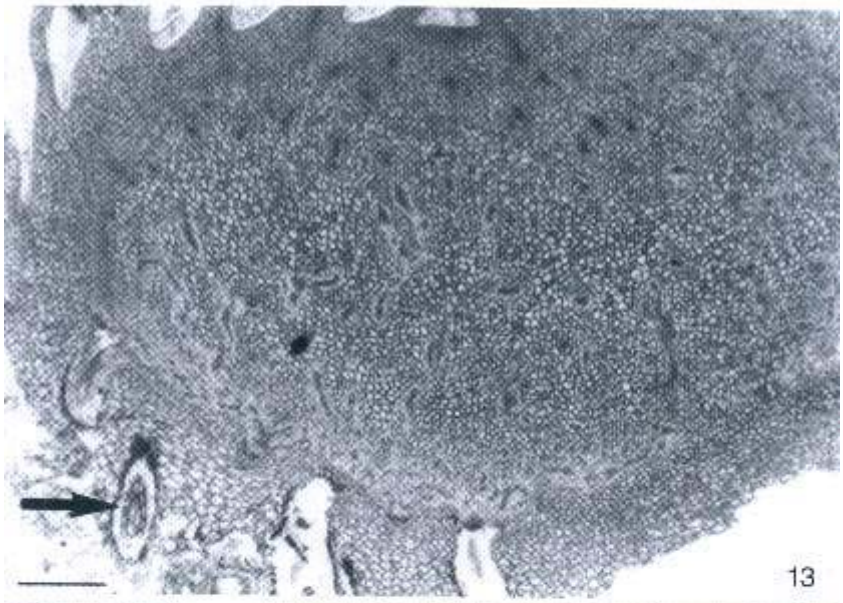
11

Figura 11.12 – Corte transversal do caule de *Cyperus* sp. mostrando a distribuição atactostélica dos feixes vasculares (FV). A seta indica o esclerênquima. Barra = 300 μm.

Figura 11.13 – Corte longitudinal do caule de *Xyris trachyphyll*a mostrando meristema de espessamento primário e raízes adventícias (seta). Barra = 200 μm.

Figura 11.14 – Detalhe da figura anterior evidenciando o meristema de espessamento primário (setas). Barra = 100 μm.


FV
12


13

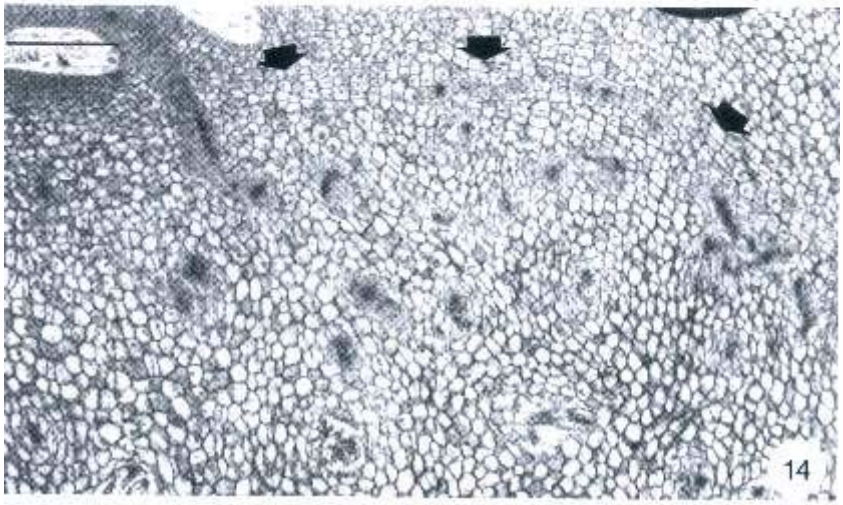
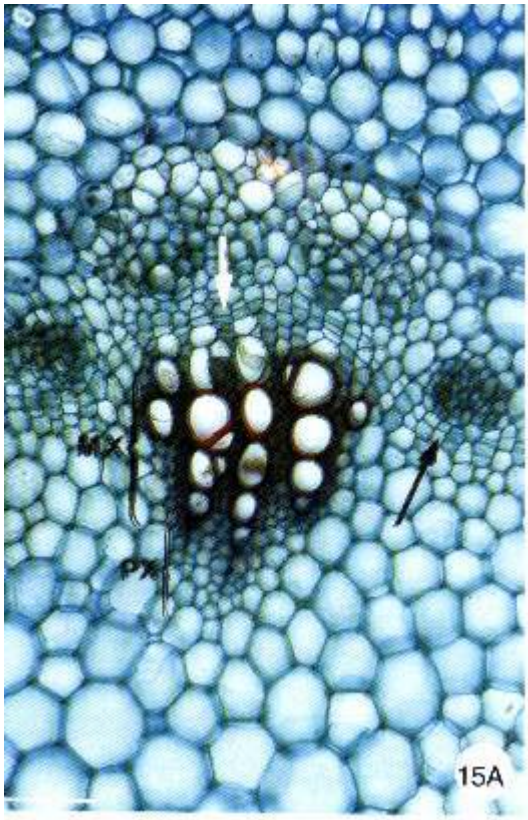
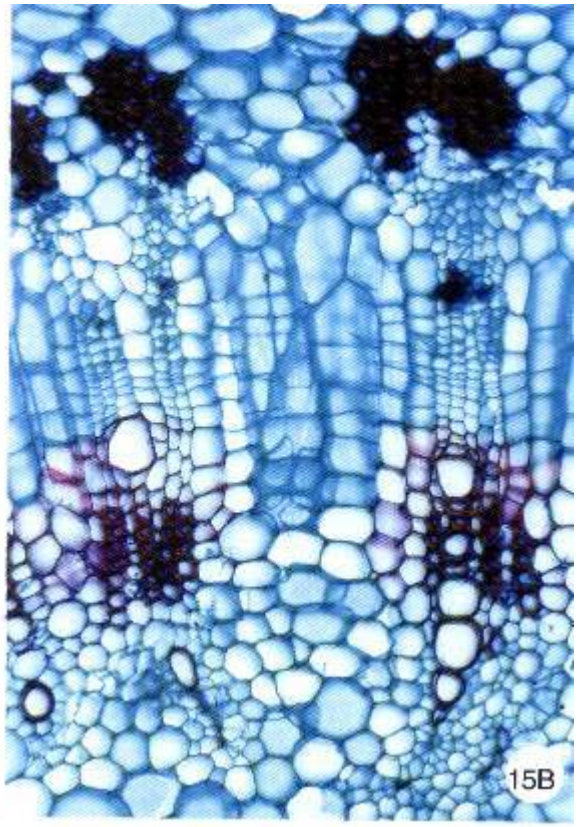

14

Figura 11.15 – Detalhe do cilindro vascular do caule de *Ricinus communis* em corte transversal mostrando a região cambial em diferentes estádios de desenvolvimento. A. Diferenciação do câmbio. B. Atividade inicial. Seta branca = câmbio fascicular; seta preta = câmbio interfascicular; PX = protoxilema; MX = metaxilema. Barra = 100 μm.

Figura 11.16 – Corte transversal do caule de *Sambucus* sp. em estrutura secundária. FS = floema secundário; MX = metaxilema; PE = periderme; PX = protoxilema; XP = xilema primário; XS = xilema secundário; a seta indica fibras do floema primário. Barra = 200 μm.


MX
PX
15A


15B

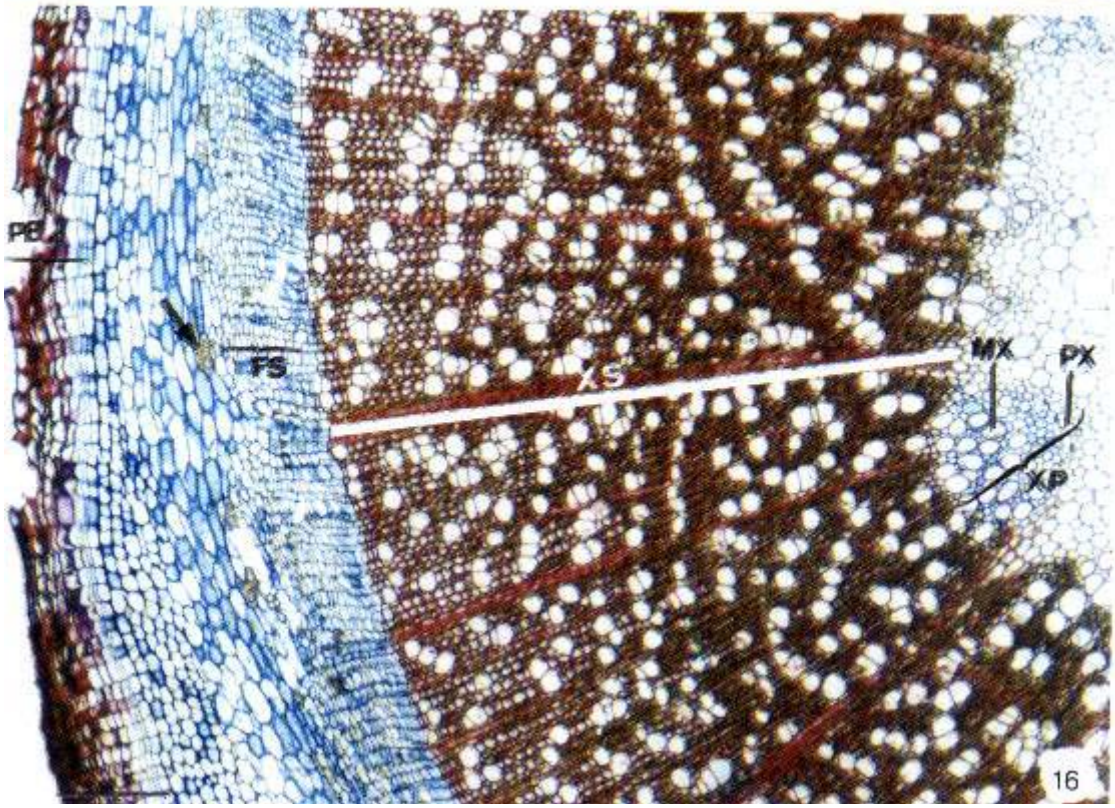
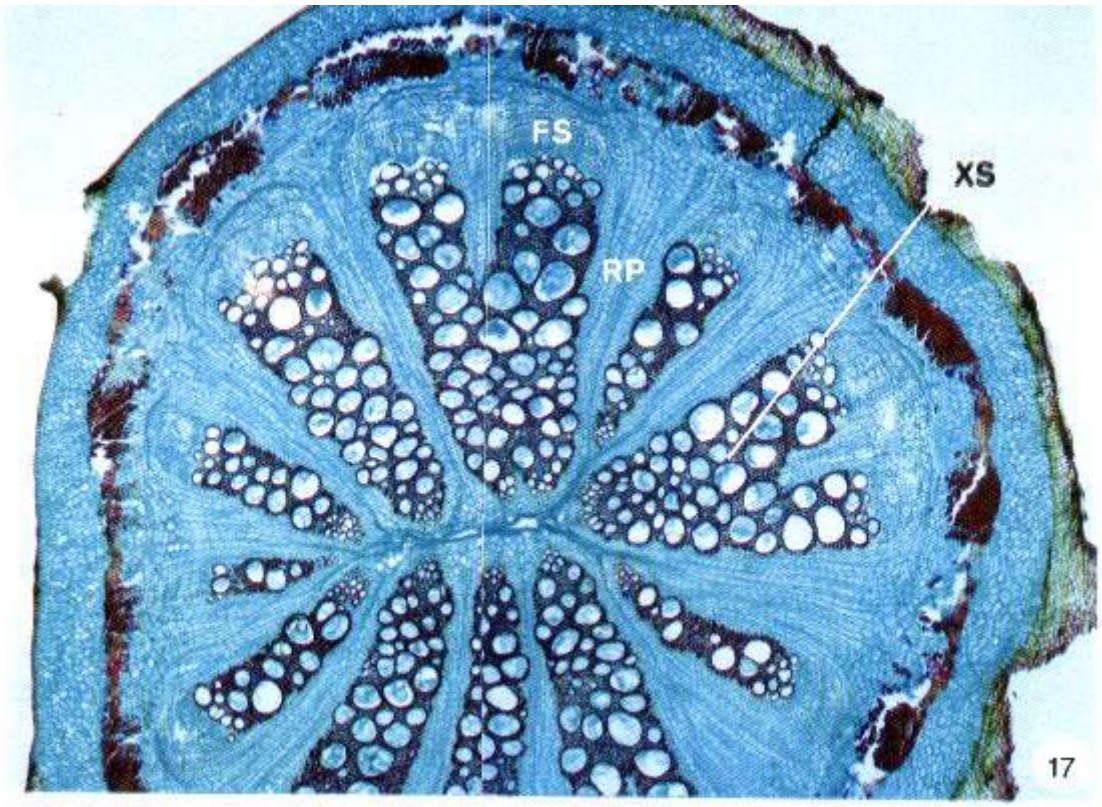
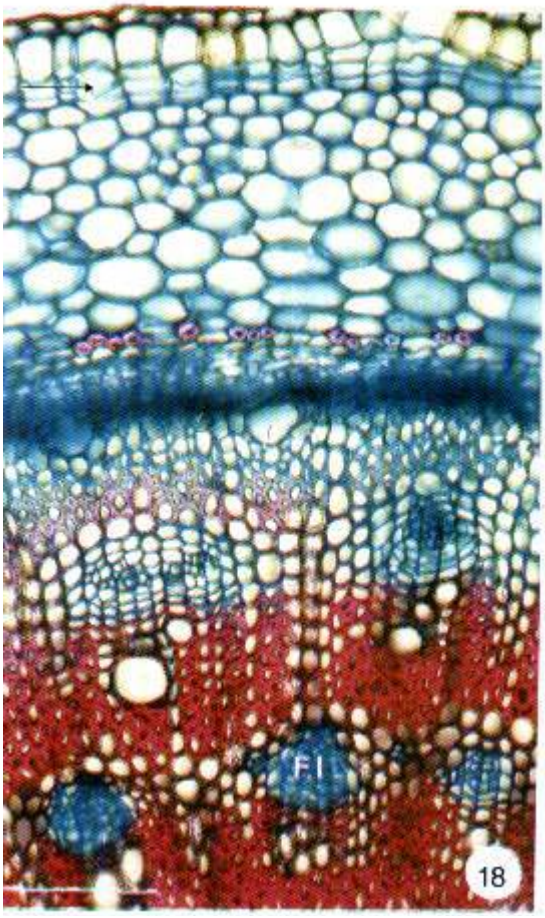

PE
FS
XS
MX
PX
XP
16

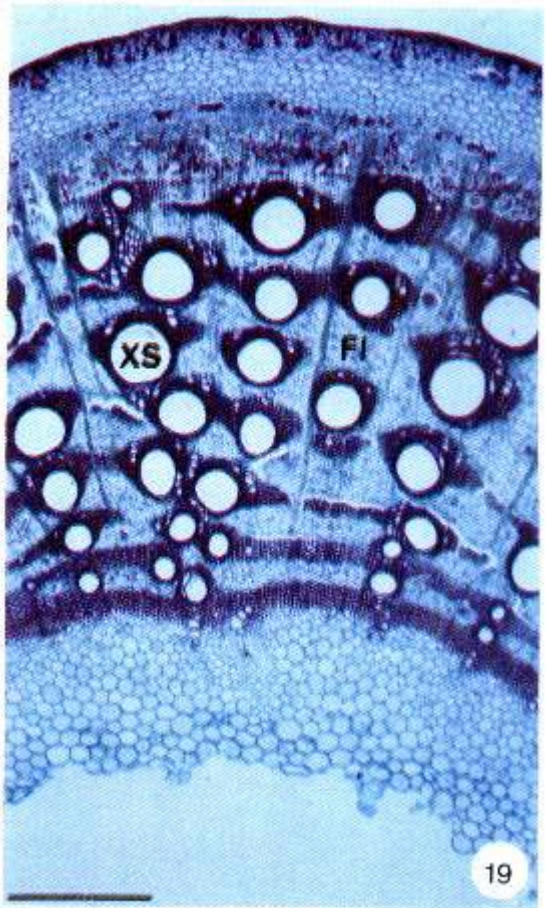
Figura 11.17 – Corte transversal do caule de *Aristolochia* sp. em estrutura secundária mostrando largas faixas parenquimáticas (raios parenquimáticos = RP) no xilema e floema secundários. FS = floema secundário; XS = xilema secundário. Barra = 500 μm.

Figura 11.18 – Corte transversal do caule de *Bougainuillea* sp. mostrando "ilhas" de floema secundário incluso (FI) no xilema secundário e felogênio em diferenciação (seta). Barra = 100 μm.

Figura 11.19 – Corte transversal do caule de *Thunbergia* sp. mostrando faixas de floema secundário incluso (FI) no xilema secundário (XS). Barra = 250 μm.


FS
XS
RP
17


FI
18


XS
FI
19

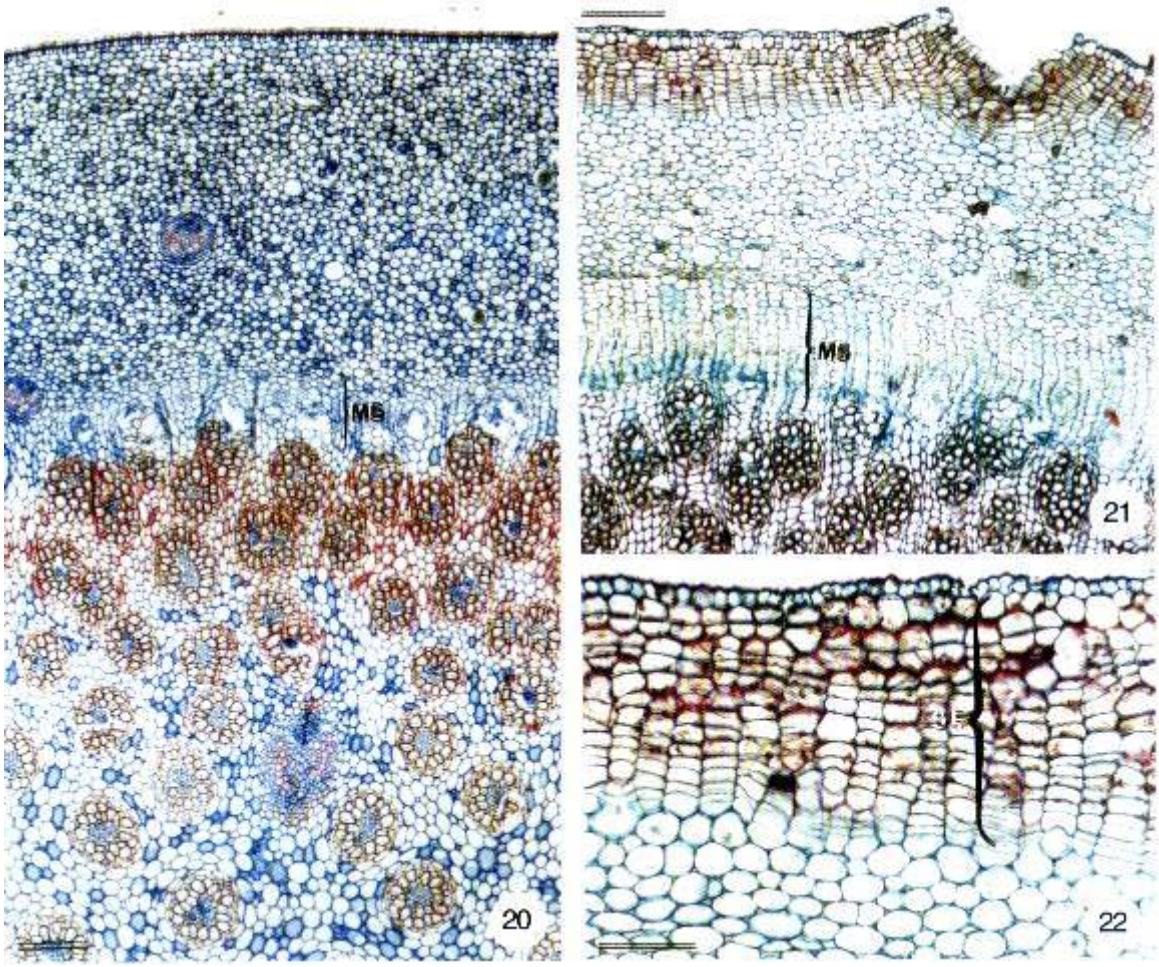


Figura 11.20 – Corte transversal do caule de *Cordyline* sp. em início de estrutura secundária mostrando a fase inicial do meristema de espessamento secundário (MS). Barra = 200 μm.

Figura 11.21 – Corte transversal do caule de *Cordyline* sp. mostrando o meristema de espessamento secundário (MS) externo aos feixes vasculares. Barra = 200 μm.

Figura 11.22 – Detalhe da periferia do caule de *Cordyline* sp. em estrutura secundária evidenciando o súber estratificado (SE). Barra = 100 μm.

Capítulo 12

Folha

Nanuza Luiza de menezes[3]
Delmira da Costa Silva[4]
Gladys Flávia de A. Melo de Pinna[1]

A planta é uma unidade formada por raiz, caule e folha, por isso, todos os tecidos que estão no corpo primário da raiz também se encontram no corpo primário do caule e na folha. De acordo com a teoria da enação, a folha teria surgido primeiro como uma emergência e depois se tornou vascularizada. Segundo a teoria telômica, teria acontecido um achatamento dos ramos caulinares terminais, que resultou na expansão do limbo da folha (Gifford e Foster, 1989). Nas Figuras 12.1 a 12.4, percebe-se total identidade dos tecidos do caule e da folha; nota-se também que o mesofilo da folha nada mais é do que o córtex do caule, modificado para desempenhar, nela, o importante papel de síntese de substâncias orgânicas. Somente no pecíolo e na nervura mediana da folha encontram-se os tecidos como no caule, especialmente um córtex com as mesmas características que neste órgão (Figs. 12.2 e 12.4 - setas).

Algumas folhas, mas nem sempre as menores, freqüentemente, têm nervura não-ramificada, e seus traços não deixam lacunas no sistema vascular caulinar. Essas folhas são chamadas microfilas (Fig. 12.5). Por outro lado, as folhas denominadas megafilas são aquelas que apresentam as nervuras ramificadas (ou nervuras paralelas), e os seus traços deixam lacunas no sistema vascular caulinar (Fig. 12.6).

Na maioria das dicotiledôneas, as folhas formam-se protegidas por duas estipulas basais. Uma folha completa, como em rosa (*Rosa laevigata* - Fig. 12.7), é formada por bainha (porção basal alargada), pecíolo (pedúnculo da folha) e limbo (lâmina da folha). A folha que tem apenas bainha e limbo (Fig. 12.8), mais comum entre as monocotiledôneas, é incompleta e denomina-se invaginante (ex.: Cyperaceae e Poaceae). Nesta, a bainha da folha envolve o caule. A folha que tem apenas limbo é denominada séssil (ex.: *Asclepias* sp.) e a que tem apenas pecíolo achatado em substituição ao limbo (ausente) é denominada filódio (ex.: Acácia *podalirifolia* - Fig. 12.9). A folha pode ser também simples (Fig. 12.10), isto é, com limbo indiviso, ou composta (Fig. 12.11), com o limbo formado por folíolos ligados a uma raque. Somente a folha apresenta em sua base uma gema axilar; na base dos folíolos não há gemas. A primeira folha que aparece na planta é a cotiledonar. No embrião, o cotilédone pode ou não

[3] Departamento de Botânica, IB, USR Cx. Postal 11461. 05508-900 São Paulo, SP
[4] Departamento de Ciências Biológicas, UESC. 45622-000 Ilhéus, BA.

conter reservas nutritivas. A primeira folha que aparece no nó subseqüente ao nó cotiledonar é o eofilo (Fig. 12.12). As folhas definitivas, especializadas na fotossíntese, são denominadas nomofilos (Fig. 12.10). Como já visto, na axila de cada nomofilo existe uma gema. Quando a gema é floral, a folha é denominada hipsofilo, mais conhecida como bráctea (Fig. 12.13). Particularmente em espécies caducifólias, observa-se que as gemas, apical e laterais, são protegidas por folhas especiais com texturas variadas, denominadas catafilos. Os catafilos encontram-se também protegendo gemas em sistemas subterrâneos, como rizomas, cormos, bulbos e rizóforos, e podem ainda acumular reservas, como no sistema subterrâneo do tipo bulbo (ex.: *Allium cepa)* (Fig. 12.14).

As folhas da maioria das dicotiledôneas têm uma nervura principal contínua com o pecíolo, a qual pode apresentar ramificações secundárias, constituindo uma verdadeira rede. Este tipo de disposição das nervuras é conhecido como venação ou nervação reticulada. Nas folhas da maioria das monocotiledôneas, os tecidos vasculares, com dimensões equivalentes, constituem as chamadas nervuras paralelas. Em gimnospermas em geral, as folhas são uninérveas.

Estrutura Anatômica da Folha

Como o caule e a raiz, a folha compreende três sistemas de tecidos: o sistema dérmico, que se origina da protoderme, constitui a epiderme e reveste toda a superfície foliar; o sistema fundamental, que se origina do meristema fundamental e constitui o mesofilo da lâmina foliar e o córtex da nervura mediana e do pecíolo; e o sistema vascular[5], que se origina do procâmbio e constitui os tecidos vasculares das nervuras.

Pecíolo

O pecíolo é a parte da folha que mais se aproxima, em estrutura, do caule que lhe deu origem. Da mesma maneira que no caule, observam-se no pecíolo, epiderme, o córtex (muitas vezes contendo cordões de colênquima e, mais raramente, esclerênquima) e a endoderme, camada mais interna do córtex, envolvendo o sistema vascular, cuja camada mais externa é o periciclo. A endoderme pode ter estrias de Caspary (Figs. 12.15 e 12.20), estrias e amido (Fig. 12.18), somente amido (Fig. 12.19) ou ser apenas constituída de células parenquimáticas com ou sem substâncias fenólicas. Podem-se identificar quatro tipos básicos de estrutura de pecíolo, com relação à disposição do sistema vascular, sempre com o floema ocupando a região abaxial: em cilindro contínuo, como em *Thumbergia grandiflora* (Fig. 12.15), *Gerânio e Beloperome;* em ferradura (Fig. 12.16); em meia-lua (Fig. 12.17), como em *Impatiens balsamifera; e* fragmentado, como em margarida (*Chrysanthemum* sp. – Fig. 12.20). Além dos tipos básicos, podem ocorrer variações do sistema vascular com a presença de floema interno e externo, com mais de um cilindro vascular etc.

Como visto, da mesma maneira que na raiz e no caule, a camada mais externa do sistema vascular da folha (mais fácil de observar no pecíolo e nas nervuras de maior porte) é o periciclo. Em *Thumbergia grandiflora* (Fig. 12.15), que apresenta o sistema vascular primário

[5] Preferiu-se substituir a expressão feixe vascular da folha por sistema vascular da folha, uma vez que cada feixe representa o eustelo, isto é, a unidade do sistema vascular, pois é constituído por endoderme, periciclo, floema e xilema primários.

constituindo um eustelo, como no caule, o câmbio fascicular origina-se do procâmbio e o câmbio interfascicular, do periciclo. Raízes adventícias formadas em folhas, como ocorre em violeta *(Samtpaulia* sp.) têm origem no periciclo, do mesmo modo que nos caules de mono e dicotiledôneas.

Lâmina foliar

Pelo fato de a maioria das folhas apresentar forma achatada, a folha apresenta duas superfícies: adaxial, ou ventral (superior), próxima ao eixo da planta; e abaxial, ou dorsal (inferior), mais distante do eixo. A epiderme, no entanto, é contínua e única em toda a extensão da folha. Nas diferentes folhas, o número de camadas que formam a epiderme pode variar (de uni a multisseriada), assim como a forma das células, a sua estrutura, o arranjo dos estômatos, a morfologia e o arranjo de tricomas, a ocorrência de células especializadas etc. (sobre este tema, ver Capítulo 3). Sob a epiderme pode ou não estar presente uma hipoderme (Hi) aqüífera (Figs. 12.46 e 12.48) ou formada por células modificadas.

O mesofilo compreende todos os tecidos situados entre a epiderme e o sistema vascular da folha. O parênquima, usualmente, está diferenciado em tecido fotossintetizante e, portanto, contém cloroplastos. Em muitas plantas, especialmente em dicotiledôneas, dois tipos de parênquima clorofiliano podem constituir o mesofilo: paliçádico e esponjoso (Figs. 12.21, 12.25 e 12.42). O parênquima paliçádico encontra-se imediatamente abaixo da epiderme ou da hipoderme. Suas células típicas são alongadas, e em seção transversal da folha, têm forma de barras dispostas em fileiras, que podem ser iguais em comprimento ou se tornam menores à medida que se aproximam do centro. Em seções paradérmicas à superfície da folha, essas células aparecem arredondadas e separadas ou apenas levemente ligadas umas às outras. Em certas plantas, como *Bambusa* (Fig. 12.22) e *Pinas* (Fig. 12.53 e 12.54), o parênquima paliçádico pode apresentar-se lobado.

O tecido paliçádico, em geral, está voltado para a superfície adaxial da folha (a posição do xilema também indica a superfície adaxial). Contudo, em *Alstroemeria,* o pecíolo da folha sofre uma torção, invertendo a posição do parênquima paliçádico, que se encontra na superfície abaxial (Figs. 12.23 e 12.24).

Em xerófitas é comum a presença de parênquima paliçádico nas duas superfícies, como se vê em *Lauoisiera glandulifera* (Fig. 12.25), podendo também aparecer como um caráter xeromorfo em plantas do cerrado ou outras plantas, como cravo *(Dianthus cariofilum).* Nesses casos, em geral, apenas uma pequena faixa de parênquima esponjoso aparece na porção central da lâmina. A folha na qual o parênquima paliçádico aparece em um lado e o esponjoso no outro é chamada de dorsiventral, ou bifacial (Figs. 12.21, 12.42, 12.56 e 12.57). Quando o parênquima paliçádico está nas duas superfícies, a folha é chamada de isobilateral, ou isolateral (Fig. 12.25). Quando não se distinguem dois tipos de parênquima, tem-se folha com mesofilo uniforme, ou homogêneo (Fig. 12.26).

A especialização do tecido paliçádico conduziu à eficiência da fotossíntese. No mesofilo claramente dorsiventral, *a* grande maioria dos cloroplastos é encontrada nas células do parênquima paliçádico. Devido à forma e ao arranjo das células do paliçádico, os cloroplastos podem se dispor paralelamente às paredes das células, utilizando o máximo de luz. Outro importante fator que aumenta a eficiência fotossintética é a ampliação de um sistema de espaços intercelulares no mesofilo, já que facilita as trocas gasosas. Devido ao arranjo das células do mesofilo, grandes superfícies das células ficam expostas e entram em contato com o ar, presente nos espaços intercelulares.

As células do tecido esponjoso variam muito na forma, podendo ser isodiamétricas ou alongadas em direção paralela à superfície da folha e muitas vezes apresentar projeções braciformes, como se observa em *Dioscorea* (Fig. 12.51). No mesofilo, geralmente em camadas subepidérmicas, encontram-se, também, cordões de fibro-esclereídes, como se vê em *Lagenocarpus bracteosus* (Fig. 12.26). Nas monocotiledôneas e nas dicotiledôneas que apresentam a fotossíntese C_4, em geral, as células do mesofilo dispõem-se de maneira radiada em torno da endoderme, constituindo uma coroa, daí o nome de "anatomia kranz" (kranz em alemão = coroa) (Figs. 12.38 a 12.40).

Segundo Esau (1965), a bainha do feixe da folha *é* uma endoderme. Essa afirmação pôde ser comprovada por Menezes (1971), estudando a saída dos traços de folhas em *Vellozia cândida.* As Figuras 12.27 a 12.32 mostram que esses traços ao ultrapassarem a endoderme atravessam o córtex envolvido por ela (e pelo periciclo) e passam para a folha, constituindo a bainha do sistema vascular. As Figuras 12.27 e 12.28 permitem constatar, também, que o mesofilo da folha corresponde ao córtex do caule. No importante trabalho de Van Fleet (1961) ficou bem claro que a endoderme é a camada mais interna do mesofilo da folha. Todas essas observações já haviam sido mencionadas pêlos excelentes morfólogos alemães do século XIX e do início do século XX, entre eles Schwendener (1890). Essa endoderme (En) constitui uma bainha do sistema vascular, na qual se verificam estrias de Caspary, como em Zea mays (Fig. 12.33). *Nymphoides indica* (Figs. 12.34 e 12.35) e *Fimbristylis annua* (Fig. 12.38); forma uma bainha amilífera, na qual se observam ou não estrias de Caspary, como em *Thunbergia grandiflora* (Figs. 12.36 e 12.37); apresenta-se sem amido e sem estrias, como em *Lagenocarpus bracteosus* (Fig. 12.26); ou, ainda, contém substâncias fenólicas, como em Melastomataceae. Em algumas gramíneas e ciperáceas com fotossíntese C4, como em *Fimbrisfylis* (Figs. 12.38 e 12.39), a endoderme, na folha adulta, apresenta-se espessada, constituindo a bainha de mestoma. Em *Zea* mays, a endoderme é parenquimática (Fig. 12.33), com células espessadas apenas nas nervuras maiores, e constitui a bainha kranz. Em *Fimbrisfylis,* o periciclo é a bainha kranz.

No limbo da folha de algumas dicotiledôneas, a endoderme pode não constituir uma bainha bem individualizada em torno da nervura mediana (Figs. 12.36, 12.37 e 12.42); nas nervuras menores, em geral, é melhor observável. Para identificar a endoderme com maior facilidade é sempre importante analisar o pecíolo, evidenciando a bainha amilífera com cloreto de zinco iodado. Muitas vezes, observa-se uma extensão da bainha do sistema vascular (geralmente, só a endoderme, podendo também ocorrer extensão das fibras pericíclicas e de fibras do mesofilo) até uma das superfícies ou até ambas (Figs. 12.22, 12.26, 12.46 e 12.57). Essa extensão relaciona-se, em geral, com a movimentação da água na folha. Em algumas espécies, como *Glycine max, Quercus calliprínos, Styrax officinalis* e *Pistacia palaestína,* a endoderme expande-se lateralmente, formando placas parenquimáticas que dividem o mesofilo ao meio. Estas células resultantes da expansão da endoderme (Figs. 12.21 e 12.43) costumam ser denominadas parênquima paravenal.

A nervura mediana, principalmente em dicotiledôneas, apresenta uma estrutura anatômica semelhante à do pecíolo, onde se distinguem a presença da epiderme; um córtex apenas parenquimático ou contendo colênquima ou esclerênquima; e uma endoderme envolvendo o sistema vascular, como se observa na planta da caatinga *Senna spectabilis* (Fig. 12.42), que também apresenta grande quantidade de fibras pericíclicas.

O sistema vascular nas monocotiledôneas, assim como em dicotiledôneas e gimnospermas em estrutura primária, é formado, exclusivamente, de xilema e floema primários e periciclo. O periciclo, em geral, apresenta-se como fibras, como se vê na

maioria das monocotiledôneas (Figs. 12.22, 12.26, 12.40, 12.46 e 12.50) e em grande parte das dicotiledôneas (Fig. 12.42). Em gramíneas C4, como capim-cidreira *(Cymbopogon citratus* - Figs. 12.40 e 12.41), e ciperáceas C3, como *Lagenocarpus bracteosus* (Fig. 12.26), o periciclo apresenta-se unisseriado, internamente à endoderme. Em *Fimbristylis* (Figs. 12.38 e 12.39), o periciclo, interno à bainha de mestoma, é parenquimático e possui cloroplastos. Em *Lagenocarpus bracteosus observa-se* uma diferença na estrutura das fibras pericíclicas (Pr), com origem no procâmbio, e das fibras do mesofilo e da endoderme, com origem no meristema fundamental. Em gimnospermas, como em *Cycas* (Figs. 12.55 e 12.56) e *Pinus* (Figs. 12.53 e 12.54), o periciclo dá origem ao tecido de transfusão, formado de células parenquimáticas e traqueídes de transfusão (Fig. 12.47). Tanto em mono quanto em dicotiledôneas, é mais fácil observar o periciclo no pecíolo e nas nervuras medianas das folhas; já nas nervuras de menor calibre, esta observação torna-se cada vez mais difícil. No caso de *Cymbopogon citratus* (Figs. 12.40 e 12.41), nas nervuras maiores, o periciclo apresenta-se espessado, formando fibras, enquanto nas vênulas ele aparece formado por duas ou três células parenquimáticas. Nas terminações de nervuras, o que se observa, em geral, é apenas a endoderme em torno dos tecidos vasculares. Em dicotiledôneas, principalmente no pecíolo e nas nervuras medianas, e em gimnospermas, o câmbio instala-se formando tecido secundário.

As terminações de nervura têm dupla função: transportar água e solutos dissolvidos na corrente transpiratória e absorver e translocar os produtos da fotossíntese para outras partes da planta. *Os* responsáveis por esta absorção são os elementos de tubo crivado (Fig. 12.44). Nessas terminações, as células companheiras apresentam um protoplasto denso e numerosos plasmodesmos em conexão com os elementos crivados. Além dessas células companheiras, existem as parenquimáticas, que, juntas denominam-se de células intermediárias, pois estabelecem comunicação entre o mesofilo e os elementos crivados na translocação dos metabólitos. Em várias dicotiledôneas, essas células são células de transferência, especializadas em transporte a curta distância. Em angiospermas em geral, as terminações vasculares são formadas por traqueídes curtas e elementos de tubo crivado estreitos, com células companheiras mais largas. A bainha do feixe, aqui denominada endoderme, acompanhada ou não de um periciclo parenquimático, envolve as terminações, isolando o floema e o xilema do contato com o ar que existe nos espaços intercelulares.

Ontogênese

As folhas originam-se das divisões periclinais nas camadas superficiais, próximas ao meristema apical caulinar, que resultam na formação de pequenas protuberâncias, sendo, portanto, de origem exógena. O período entre a formação de um primórdio foliar e o próximo é conhecido como plastocrone.

Nos primórdios foliares de angiospermas, alguns meristemas funcionam simultânea ou seqüencialmente para promover o crescimento da folha. A esses meristemas são dados nomes topográficos: apical, marginal e intercalar (Fig. 12.45). O primeiro a atuar no crescimento da folha é o meristema apical, que se inicia em determinado local da gema caulinar, quando uma célula apical e outra subapical se dividem. As divisões que ocorrem no meristema apical é que vão originar o crescimento ascendente do primórdio. Em pteridófitas, há uma célula apical piramidal distinta, e o crescimento apical é prolongado, enquanto nas angiospermas o meristema apical tem atividade relativamente curta, sendo logo substituído pêlos meristemas intercalar e marginal, os quais determinam a forma e o tamanho da folha. O meristema marginal consiste de uma série de iniciais marginais, uma série de iniciais submarginais e as derivadas. As células iniciais marginais dividem-se anticlinalmente, produzindo a protoderme. Já as iniciais submarginais dividem-se, alternadamente, em dois planos: divisões anticlinais, que resultam na formação das camadas adaxial e abaxial do mesofilo, e divisões periclinais, que originam a camada mediana. Em uma segunda etapa, as iniciais submarginais dividem-se apenas anticlinalmente, e a camada mediana é constituída de derivadas das camadas adaxial e abaxial.

Parte do crescimento intercalar ocorre a partir do meristema laminar, cujas células se dividem anticlinalmente. Nas regiões de diferenciação do sistema vascular, o meristema laminar divide-se anticlinal e periclinalmente, originando o procâmbio. Em muitas monocotiledôneas, na base do primórdio foliar, há um meristema intercalar.

Adaptações

As folhas das angiospermas apresentam grande variação de estruturas, devido à disponibilidade ou não de água. Com base na sua necessidade de água e, por conseguinte, nas adaptações apresentadas, as plantas são comumente classificadas como xerófitas (adaptadas a ambientes com carência de água por longos períodos), mesófitas (que requerem grande quantidade de umidade no solo e atmosfera relativamente úmida) e hidrófitas (que dependem de uma abundante quantidade de água e crescem completamente, ou parcialmente, na água). O importante é que as plantas de cada um dos tipos mencionados apresentam caracteres em comum, que as definem como xerófitas, mesófitas ou hidrófitas. Alguns caracteres de plantas xerófitas são freqüentemente encontrados, por exemplo, em plantas de cerrado, que não sofrem carência de água, pois possuem sistemas de raízes que atingem o lençol freático. Esses caracteres são denominados xeromorfos. Nestas plantas verificou-se que a esclerofilia é determinada pelo oligotrofismo (falta de nutrientes no solo, como o nitrogênio). Da mesma maneira, encontram-se caracteres hidromorfos em plantas que não crescem imersas na água. Por outro lado, as gimnospermas, que são sempre verdes e perenefoliadas e têm o seu habitat em regiões temperadas, apresentam caracteres xeromorfos que as protegem do excesso de frio, os quais são descritos a seguir:

• Caracteres mesofíticos - São considerados caracteres gerais, já comentados; a folha é dorsiventral, isto é, com parênquima clorofiliano diferenciado em palicádico e esponjoso (Figs. 12.21, 12.23 e 12.24). Ainda que não seja esperado, as mesófitas, em geral, apresentam estômatos apenas na superfície abaxial.

• Caracteres hidrofíticos - As hidrófitas (Figs. 12.34 e 12.35) contêm uma série de caracteres em comum, embora sua anatomia possa mudar de acordo com a espécie. Um caráter hidrofítico marcante é a redução dos tecidos de sustentação e vasculares, principalmente o xilema, além da presença de grandes espaços intercelulares. Nas folhas submersas e nas partes submersas de folhas flutuantes, a epiderme toma parte na absorção de nutrientes, pois apresenta paredes celulares e cutícula delgada. Na epiderme abaxial de algumas espécies de folhas flutuantes ocorrem hidropótios, estruturas secretoras que absorvem e eliminam sais. As folhas submersas são altamente divididas e bastante finas; o mesofilo é reduzido a poucas camadas de células; os estômatos podem estar ausentes; e, usualmente, não há diferenciação de parênquima paliçádico e esponjoso. Nas folhas flutuantes, a lâmina foliar é, em geral, inteira e mais espessa, com estômatos restritos à superfície adaxial (Fig. 12.34). O xilema nas plantas aquáticas é, comumente, muito reduzido; portanto, o floema pode ser muito abundante. E marcante a grande quantidade de espaços entre as células do mesofilo. Esses espaços são atravessados, muitas vezes, por diafragmas (tabiques) de uma ou duas camadas de células contendo cloroplasto. Algumas espécies podem crescer tanto na água como na terra e apresentar diferentes formas. São denominadas anfíbias.

• Caracteres xerofíticos - Um caráter predominante nas xerófitas é a razão volume/superfície externa, isto é, suas folhas são pequenas e compactadas. A redução da superfície externa, em geral, é acompanhada por mudanças na estrutura interna da folha, como redução no tamanho das células; aumento no espessamento das paredes celulares, especialmente a parede tangencial externa (Fig. 12.25), e da cutícula; maior densidade do sistema vascular e dos estômatos, muitas vezes em sulcos (Fig. 12.46); e parênquima paliçádico em quantidade maior que o esponjoso, ou presença apenas do paliçádico. Nas folhas suculentas, é comum a presença de tecido armazenador de água (parênquima aqüífero); em outras espécies encontra-se uma hipoderme com ou sem cloroplastos, como já visto. As folhas de xerófitas são, freqüentemente, espessas e coriáceas, com uma cutícula bem desenvolvida e grande quantidade de tricô mas. O mesofilo apresenta-se bastante diferenciado, podendo haver mais de uma camada de parênquima paliçádico (Fig. 12.25), e as paredes das células epidérmicas e subepidérmicas são, quase sempre, lignificadas, apresentando, em geral, uma hipoderme distinta (Figs. 12.46 e 12.48). As xerófitas têm um sistema vascular bem desenvolvido e, às vezes, com grande quantidade de esclerênquima, tanto na forma de esclereídes quanto na de fibroesclereídes (as fibras pericíclicas das nervuras). A folha é, muitas vezes, cilíndrica ou tem a capacidade de se enrolar. Esta característica, em geral, mantém os estômatos protegidos; no entanto, em algumas ciperáceas xerófitas e dioscoreáceas (Figs. 12.50 e 12.51), a folha, ao se enrolar, expõe os estômatos que estão situados em sulcos na superfície abaxial. E comum também a presença de estômatos nas duas superfícies, uma vez que estes apresentam mecanismos fisiológicos altamente eficientes. Algumas xerófitas, como espécies de bromeliáceas e crassuláceas, são suculentas, com abundante reserva de água. O parênquima aqüífero destas espécies consiste, usualmente, de células de paredes finas. É comum observar em *Lavoisiera* (Souza, 1997) a presença de tricomas tectores (e glandulares), que têm importante papel na entrada de água através das folhas, pois apresentam traqueídes no seu interior. Fahn (1992) relata a presença de estrias de Caspary na base de tricomas.

Em *Croton rhamnifolius* (Fig. 12.49), planta da caatinga, os tricomas lignificados de uma superfície da folha são conectados com os tricomas da outra superfície, por meio de esclereídes. Essas estruturas devem estar relacionadas com a translocação da água, além de servirem de proteção contra predadores.

Folhas de Sol *e* Sombra

A estrutura da folha também difere nas mesófitas de acordo com a intensidade de luz que recebem, resultando nas chamadas folhas de sol e folhas de sombra, em uma mesma espécie. Folhas de sol são usualmente mais espessas e diferenciadas do que as folhas de sombra. Numa mesma árvore, já foram encontradas folhas consideravelmente modificadas de acordo com a quantidade de sombra. E importante lembrar que as modificações ocorrem de maneira irreversível já no primórdio da gema (Esau, 1965).

Folhas de Gimnospermas

São menos variáveis em estrutura do que as de angiospermas. As folhas, na maioria dos casos, são sempre verdes e tem caracteres xeromorfos, como já se viu, que permitem à planta resistir ao estresse provocado pelo frio. Em *Pinus,* as folhas lineares agrupam-se em ramos muito curtos chamados braquiblastos (Fig. 12.52); de acordo com o número das folhas agrupadas, a seção destas será diferente. Em geral, as folhas de gimnospermas são uninérveas, como em *Pinus* (Fig. 12.53) e *Cycas* (Fig. 12.56). Em *Zamia,* no entanto, observam-se nervuras, praticamente, paralelas (Fig. 12.57). Embora lembre uma folha de monocotiledônea, o protoxilema fica em frente ao floema, como em *Cycas.* Em *Pinus,* a epiderme é formada por células de paredes muito espessadas, lignificadas, cobertas por cutícula espessa. Os estômatos distribuem-se em fileiras pelas três faces da folha e se apresentam em nível inferior às demais células da epiderme. Uma hipoderme (de células esclerificadas ou não) localiza-se sob a epiderme, exceto abaixo dos estômatos. O mesofilo é formado por parênquima clorofiliano, cujas células apresentam invaginações das paredes (mesofilo plicado). Neste mesofilo, há duetos resiníferos. A camada mais interna do mesofilo constitui a endoderme (En), com estrias de Caspary, como em *Pinus* (Figs. 12.53 e 12.54), ou com a parede interna espessada, como em *Cycas* (Figs. 12.55 e 12.56). Em *Pinus, o* sistema vascular apresenta dois cordões de xilema e floema, em torno dos quais está situado o tecido de transfusão, que se origina em parte do procâmbio e, em parte, do periciclo (Takeda, 1913). No sistema vascular de gimnospermas ocorre, também, crescimento secundário, embora este possa não ser muito pronunciado.

O tecido de transfusão é constituído por traqueídes de transfusão e parênquima. Essas traqueídes, em *Pinus* (Figs. 12.53 e 12.54 - Tt), são curtas e perpendiculares à endoderme, por meio da qual se dá toda a movimentação da água do sistema vascular para o mesofilo e vice-versa.

Em Cycadales e *Podocarpus,* essas traqueídes são paralelas aos elementos vasculares e situam-se, exclusivamente, nos flancos do sistema vascular (Figs. 12.55 e 12.56). Nesses dois gêneros verifica-se também uma extensão do tecido de transfusão para o mesofilo, na região mediana, constituindo o chamado tecido de transfusão acessório. Em angiospermas foi observada a presença de traqueídes de transfusão, unicamente na família Velloziaceae.

As traqueídes em *Vellozia cândida* são exclusivas do sistema vascular da folha, como em gimnospermas, e só aparecem quando o traço alcança a endoderme do caule. Em razão desta e de outras características, Menezes (1971) denominou-as traqueídes de transfusão (Figs. 12.27 a 12.32).

Leitura Complementar

BOLD, C. B. **The plant kingdom.** New Jersey: Prentice-Hall, 1977. 310 p.

BUVAT, R. **Ontogeny, cell differentiation and structure of vascular plants.** New York: Springer-Verlag, 1989. 581 p.

CUTLER, E. G. **Plant anatomy:** experiment and interpretation. Part 2: Organs. [S.L.]: Edward Arnold, 1980. 343 p.

ESAU, K. **Plant anatomy.** 2. ed. New York: Wiley, 1965.

EVERARD, J. D.; FRANCESCHI, V. R.; KU, M. S. B. Characteristics and carbon metalism of mesophyll and paravernal mesophyll protoplasts from leaves of non-nodulated *Glycine max.* **Plant Sei,** v. 66, p. 167-172, 1990.

FAHN, A. **Plant anatomy.** Oxford: Pergamon Press, 1977. 611 p.

FAHN, A.; CUTLER, D. F **Xerophytes.** Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1992. 176 p.

GIFFORD, E. M.; FOSTER, A.S. **Morphology and evolution of vascular plants.** 3. ed. New York: W. H. Freeman and Co., 1989.

MAUSETH, J. D. **Botany:** an introduction to plant biology. San Francisco: Saunders College, 1991.794 p. MENEZES, N. L. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* (Velloziaceae) Vand. **Ciênc. Cult.,** S. Paulo, v. 23, p. 389^109, 1971.

RAVEN, R H.; EVERT, R. F; EECHHORN, S. E. **Biologia vegetal.** 5. ed. Coord. Trad. J. E. Kraus. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1996.

SOUSA, H. C. **Estudos comparativos de adaptações anatômicas em órgãos vegetativos de espécies de** *LavoisieraDC.* **(Melastomataceae) da Serra do Cipó, MG.** São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 1997. (Tese D.S.).

SCHWENDENER, VON S.; **Die Mestomscheiden der Gramineeblàtter.** Berlin: Sitzber. Akad., 1980. p. 405-426.

TAKEDA, H. A theory of transfusion tissue. Ann. Bot., v. 27, p. 359-363,1913.

Van Fleet, D. S. Histochemistry and function of the endodermis. Bot. Ver., v. 2, n. 27, p. 165-220,1961.

Figuras 12.1 a 12.4 – *Lavoisiera* sp. Ápice vegetativo, notando-se que a folha é continuidade do caule. As setas indicam que o córtex do caule (Fig. 12.2) corresponde ao córtex da nervura mediana da futura folha (Fig. 12.4). Barra = 600 μm.

Figura 12.5 – A e C - Vascularização de um microfilo.

Figura 12.6 – B e D – Vascularização de um macrofilo.

Figura 12.7 – Folha completa de Rosa sp. Seta indica bainha foliar.

Figura 12.8 – Folha invaginante.

Figura 12.9 – Filódio (seta).

Figura 12.10 – Folha simples, peciolada.

Figura 12.11 – Folha composta de três folíolos.

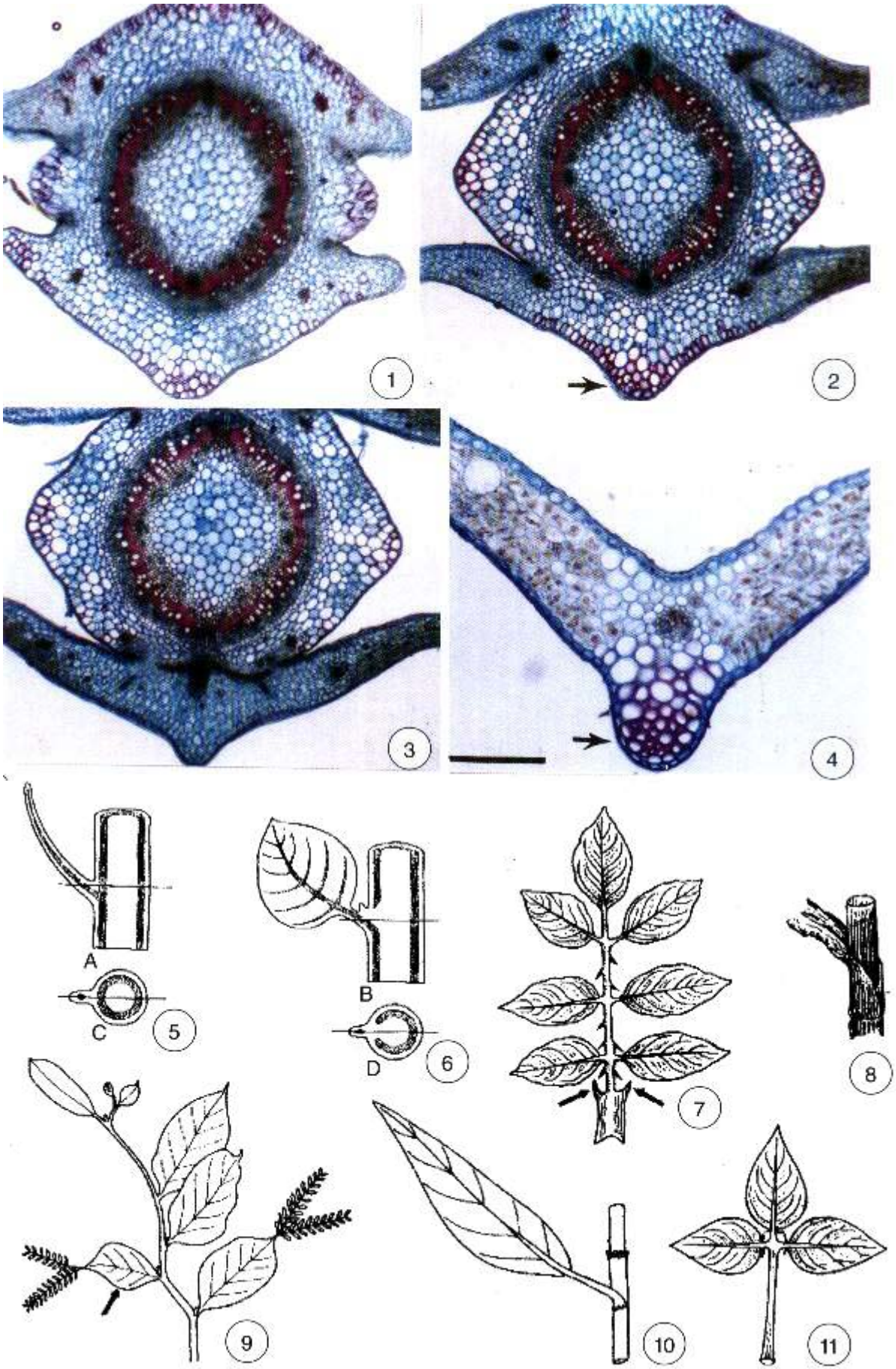

1
2
3
4
A
B
C
D
5
6
7
8
9
10
11

Figura 12.12 – Plântula com folhas cotiledonares (A) e o eofilo (B).

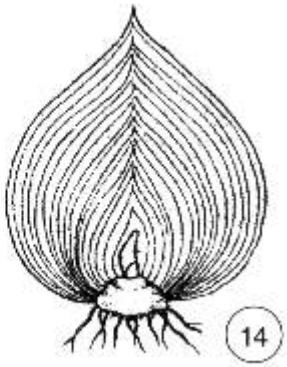
Figura 12.13 – Bráctea (hipsofilo).

Figura 12.14 – Catafilos.

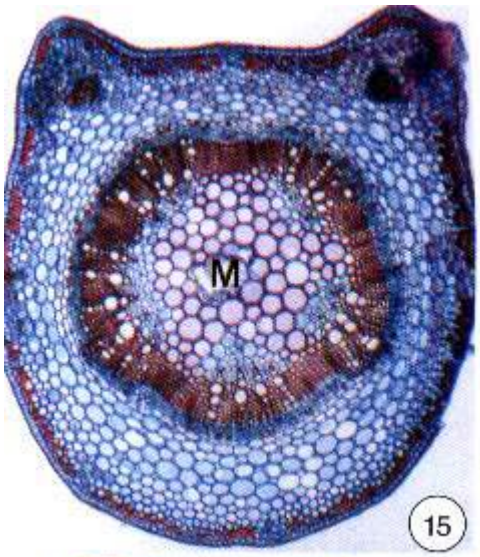
Figuras 12.15 a 12.20 – Pecíolos de *Thumbergia grandiflora* (Fig. 12.15), *Thumbergia alata* (Figs. 12.16 e 12.18), *Thumbergia mysorensis* (Figs. 12.17 e 12.19) e *Crysanthemumsp.* (Fig. 12.20), notando-se endoderme (En) com estrias de Caspary (Figs. 12.18 e 12.20) e com amido (Figs. 12.16, 12.17, 12.18 e 12.19). Na Figura 12.16 observa-se o parênquima medular (M) em contato com o cortical (Co), Pr = periciclo. Barra = 750 μm, 750 μm, 600 μm, 120 μm, 120 μm e 240 μm, respectivamente.

12

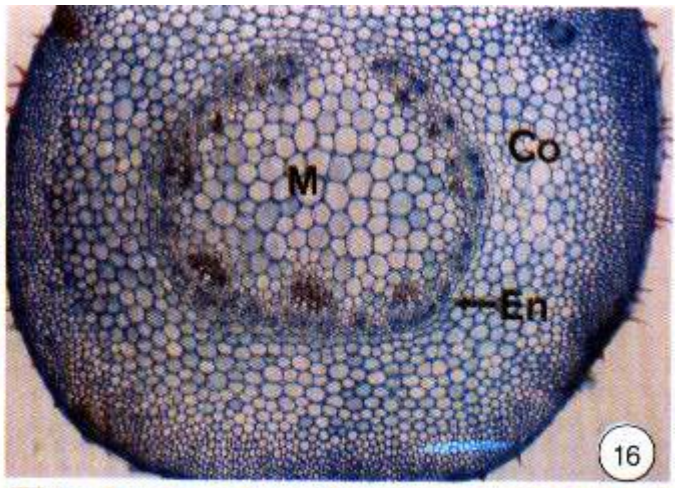
13



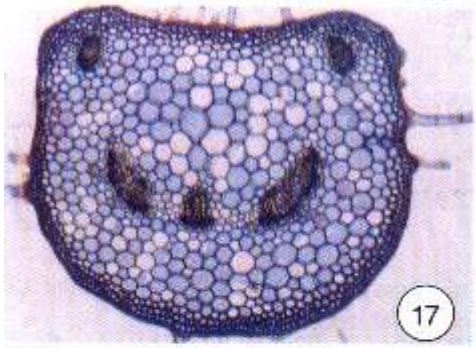
14



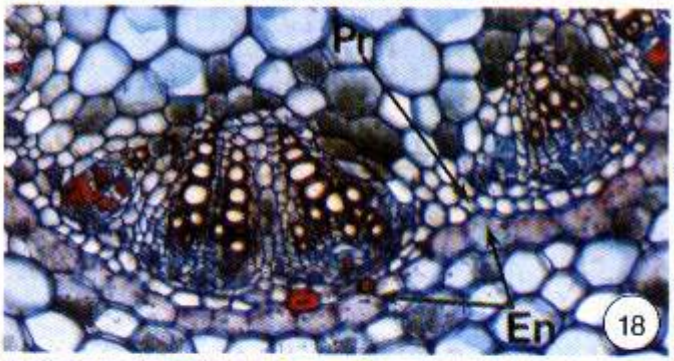
15



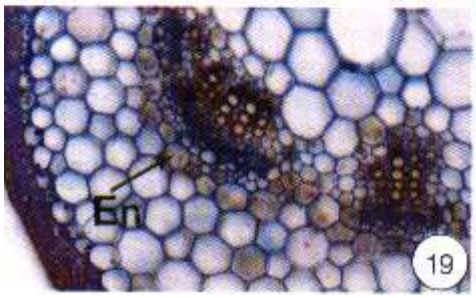
16



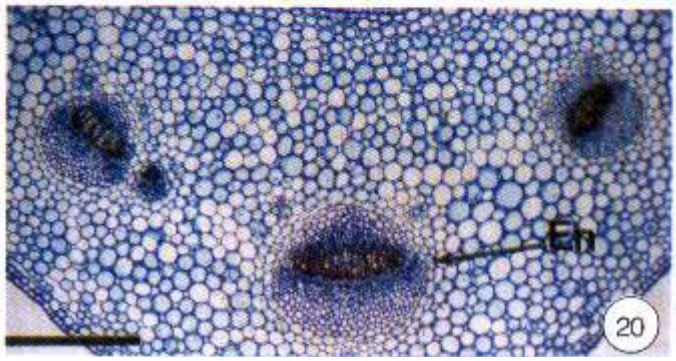
17



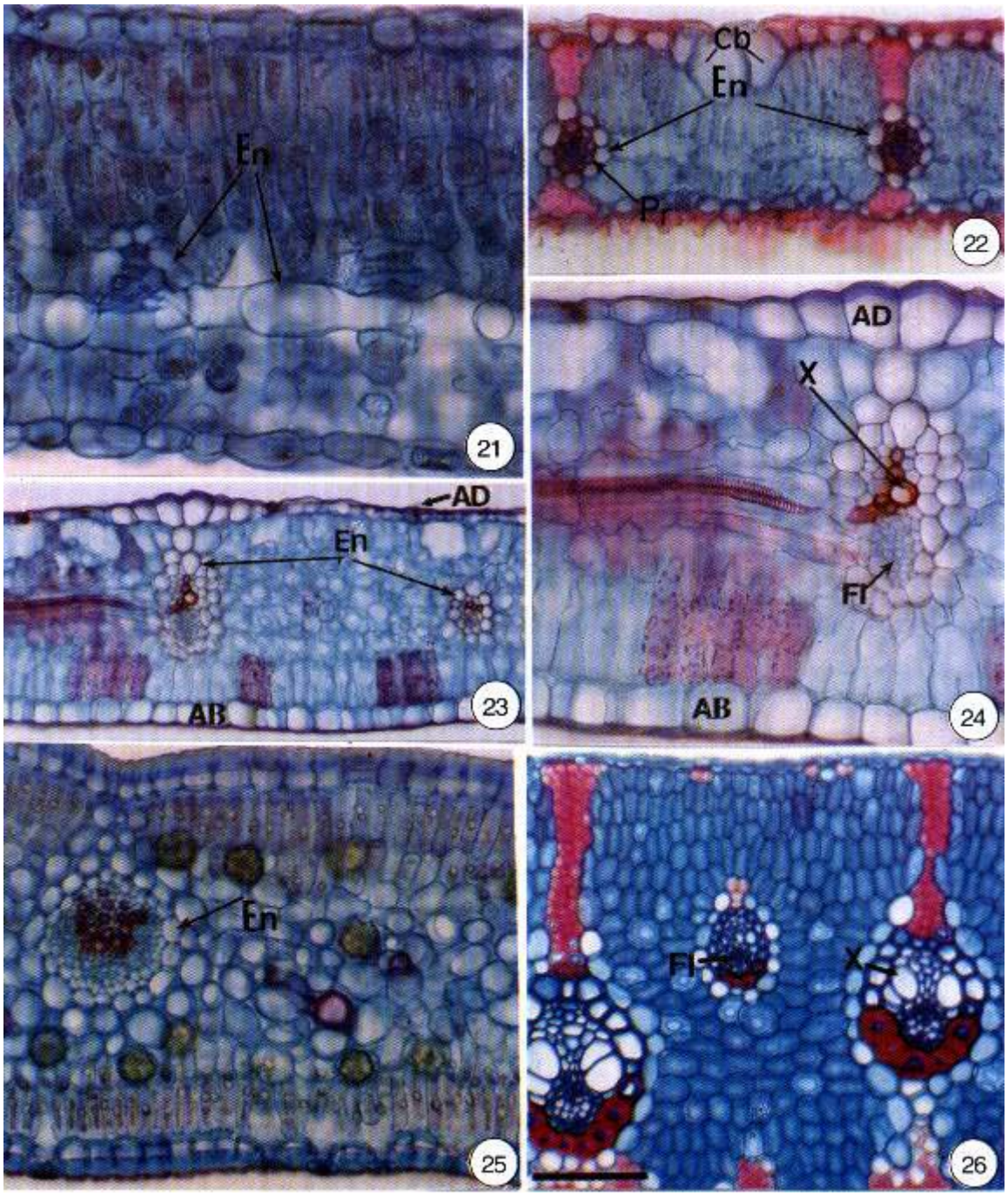
18



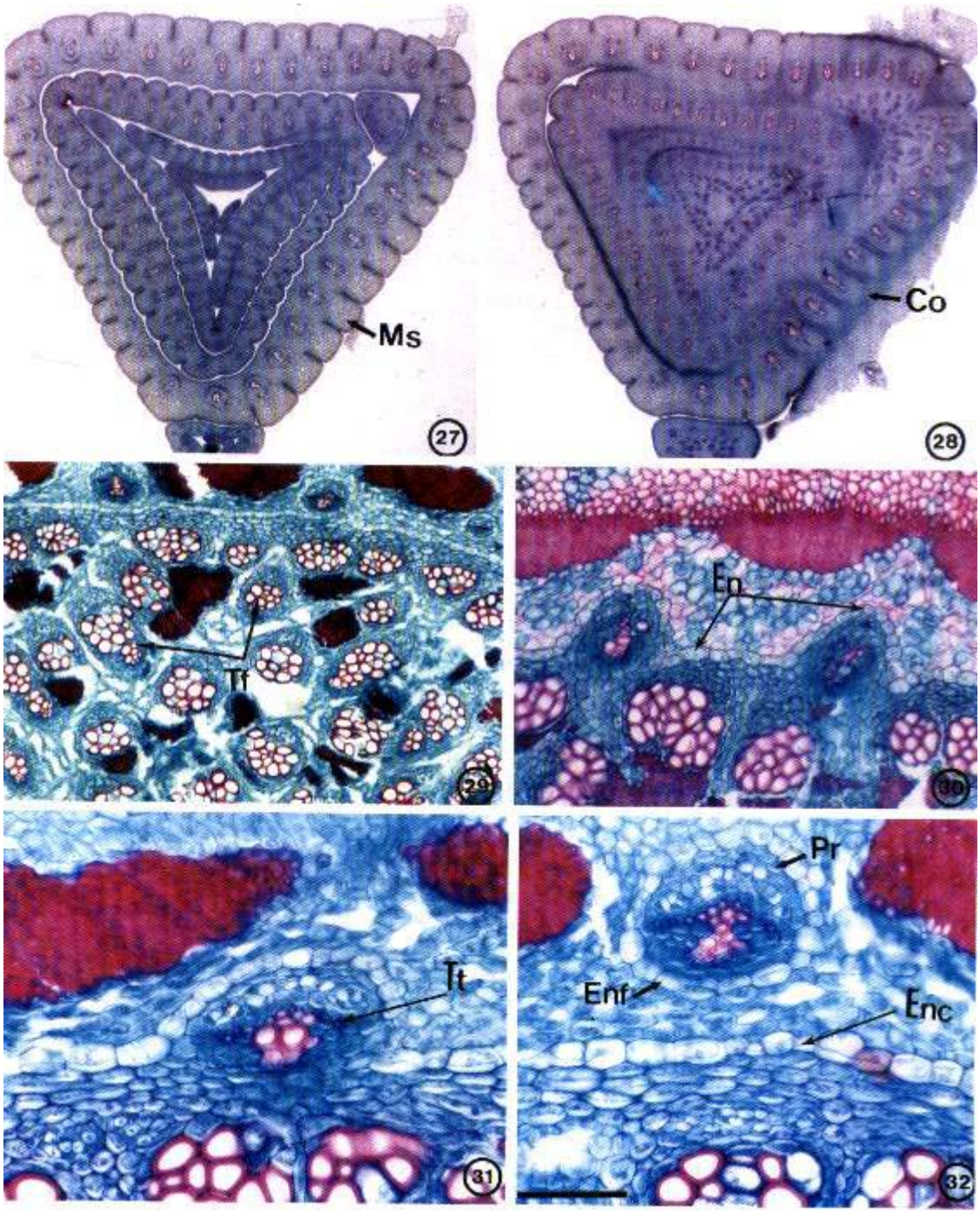
19



20



Figuras 12.21 a 12.26 – Fohas de *Glycine* max (Fig. 12.21), *Bambusa* sp. (Fig. 12.22), *Alstroemeria* sp. (Figs. 12.23 *e* 12.24), *Lavoisiera glandulifera* (Fig. 12.25) e *Lagenocarpus bracteosus* (Fig. 12.26) mostrando diferentes tipos de mesofilo (em *Bambusa* sp., células plicadas), extensões fibrosas ligando as nervuras às duas superfícies (Figs. 12.22 e 12.26) e inversão na posição do parênquima paliçádico e lacunoso (Figs. 12.23 e 12.24). En = endoderme; Fl = floema; Pr = periciclo; X = xilema; Cb = células buliformes; AD = epiderme adaxial; AB = epiderme abaxial. Barra = 60 μm, 60 μm, 250 μm, 120 250 μm e 120 μm, respectivamente.



Figuras 12.27 a 12.32 – *Vellozia cândida* em seções transversais, ao nível dos primórdios de folhas (Fig. 12.27) e do caule com tecidos indiferenciados (Fig. 12.28) e com tecidos diferenciados (Figs. 12.29 a 12.32). Nota-se que o mesofilo (Ms) da folha mais externa da Figura 12.27 corresponde ao córtex (Co) do caule na Figura 12.28. Nas Figuras 12.29 a 12.32 verifica-se que o traço foliar (Tf) no nível em que ultrapassa a endoderme do caule (Ene) continua envolvido pela endoderme (Figs. 12.30 e 12.31); no córtex, constitui a endoderme da folha (Enf) situada em níveis superiores. Observa-se, também, o aparecimento de traqueídes de transfusão (Tt) no traço foliar. Barra = 600 μm, 600 μm, 250 μm, 120 μm, 60 μm e 60 μm, respectivamente.

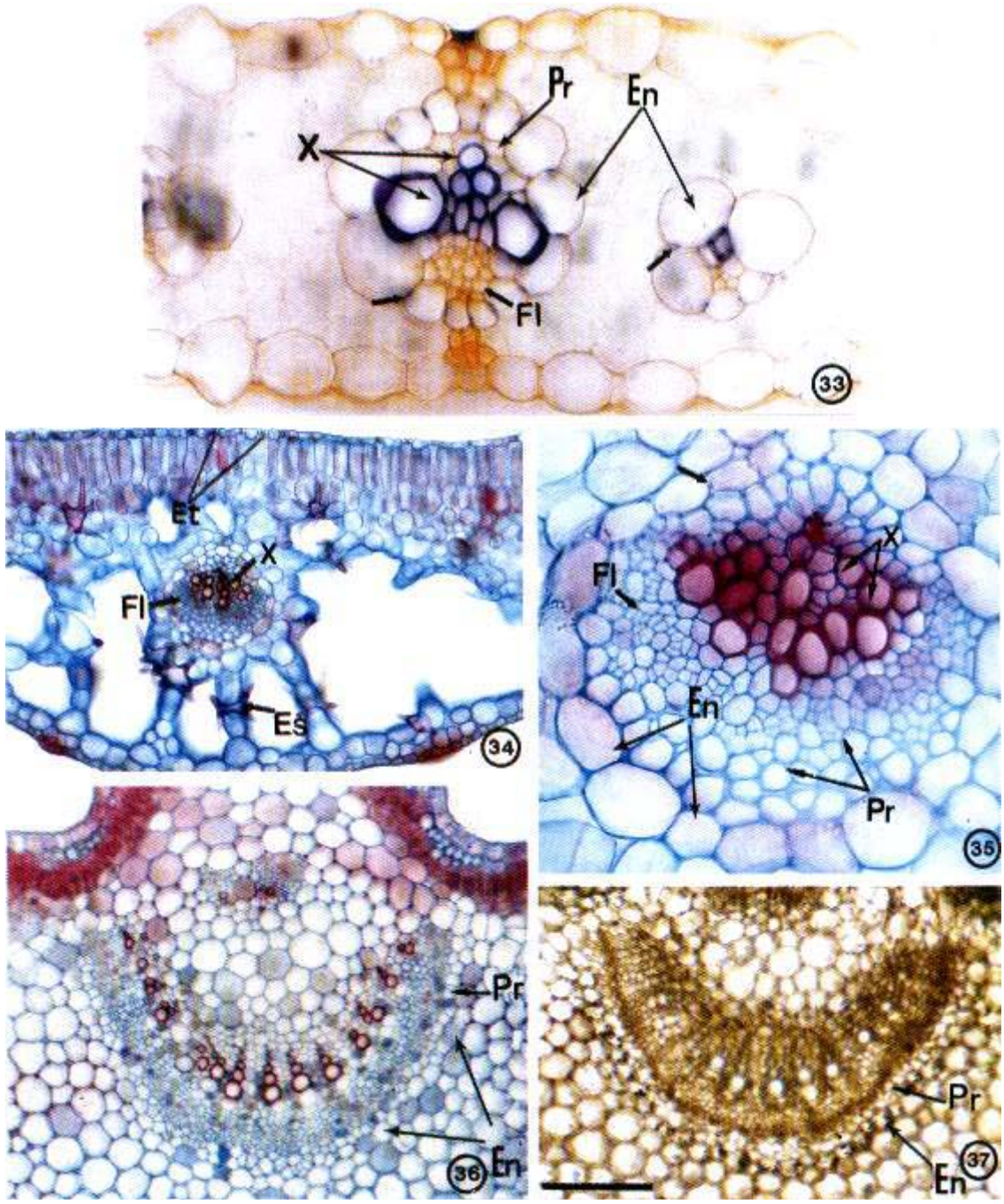
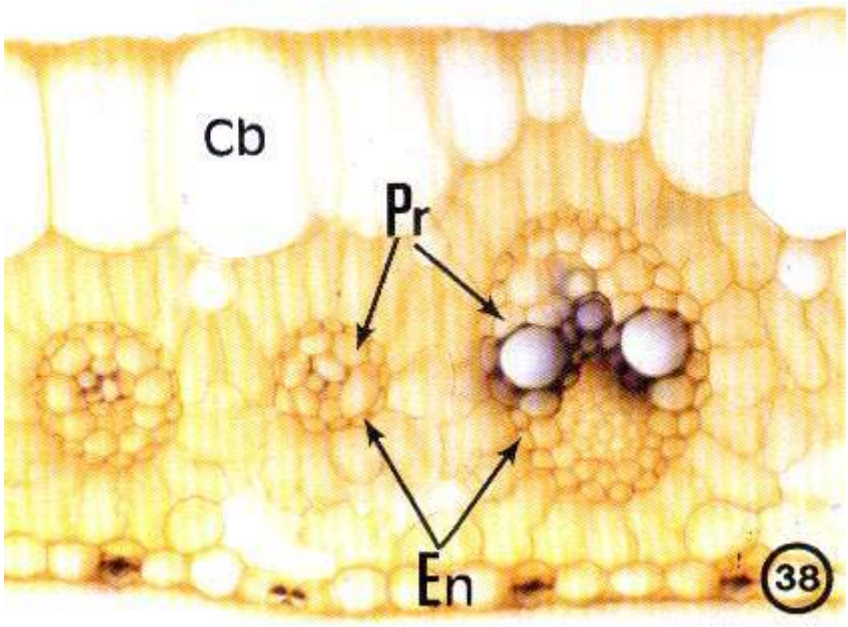
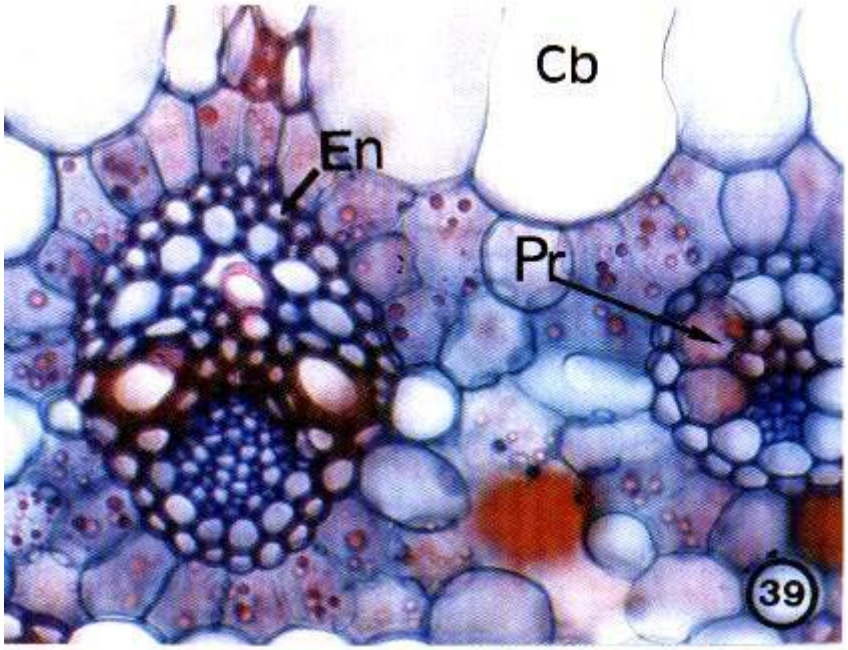


Figura 12.33 – Folha de milho *(Zea* mays), onde se observa que a bainha do sistema vascular é a endoderme (En) com estrias de Caspary (setas menores).Pr = periciclo; Fl = floema; X = xilema. Barra = 60 μm.

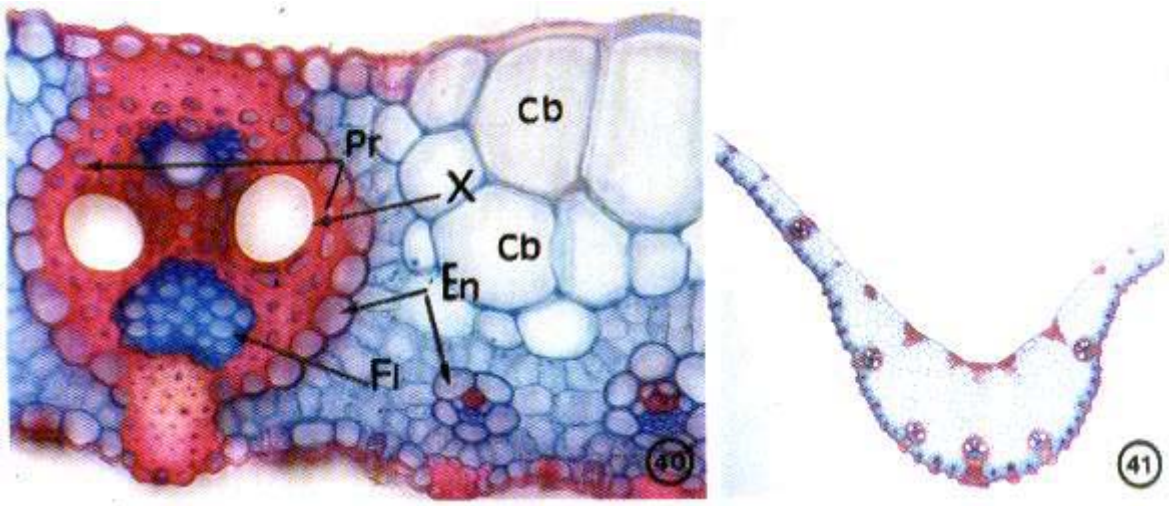
Figuras 12.34 e 12.35 – *Nymphoides indica,* observando-se grandes espaços de ar no mesofilo, esclereídes (Es) e o sistema vascular envolvido por endoderme (En) com estrias de Caspary (seta menor). Fl = floema; Pr = periciclo; X = xilema; Et = estômato. Barra = 250 μm e 60 μm, respectivamente.

Figuras 12.36 e 12.37 – Nervura mediana de *Thumbergia grandiflora; só* se detecta a endoderme pela presença do amido (bainha amilífera) na Figura 12.37. En = endoderme; Pr = periciclo. Barra = 250 μm.





Figuras 12.38 e 12.39 – *Fymbristylis annua*. Folha com mesofilo em coroa ao redor do sistema vascular. Endoderme (En) com estrias de Caspary (Fig. 12.38) e periciclo (Pr) que contém cloroplastos. Cb = célula buliforme. 1,6 cm nas figuras 38 e 39 equivale, respectivamente, a 120 μm e 60 μm.



Figuras 12.40 e 12.41 – *Cymbopogon citratus*, notando-se o mesofilo disposto em coroa em torno dos sistemas vasculares, com endoderme (En) parenquimática e periciclo (Pr) espessado. Cb = célula buliforme; X = xilema; Fl = floema

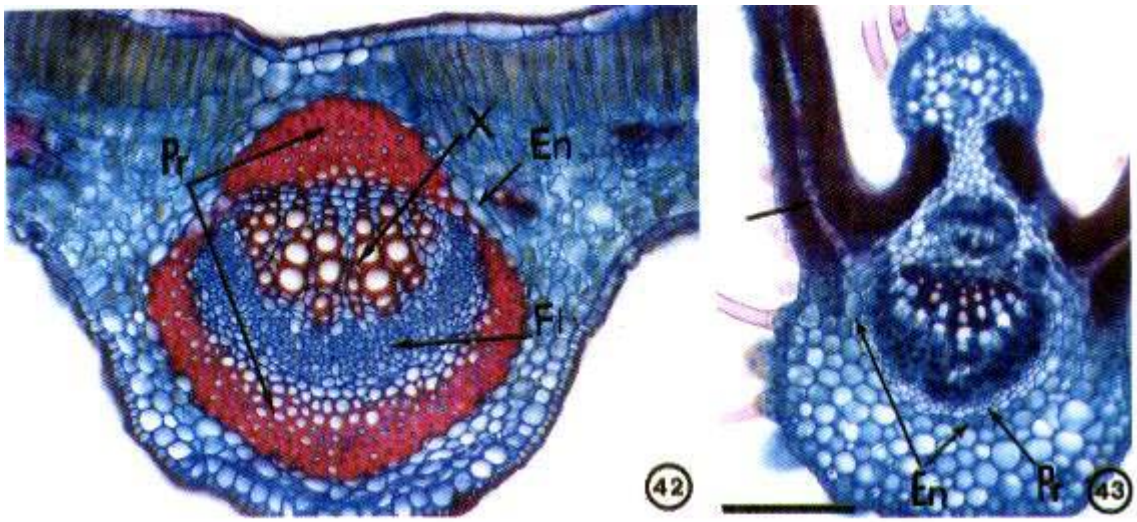


Figura 12.42 – Senna *spectabilis* mostrando o periciclo (Pr) espessado. Fl = floema; X = xilema; En = endoderme. Barra = 120 μm.

Figura 12.43 – Soja (*Glycine max).* Parênquima paravenal (seta) que corresponde a uma expansão da endoderme (En). Barra = 250 μm.

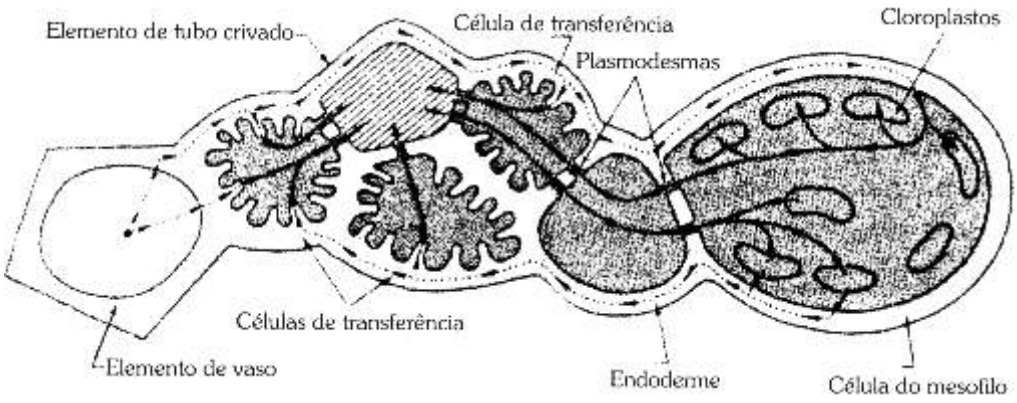


Figura 12.44 – Diagrama de um grupo de células de uma nervura menor de uma dicotiledônea ilustrando o movimento dos solutos durante a condução nos elementos crivados. Linhas contínuas, via simplasto; linhas pontilhadas, via apoplasto; as pontas das setas indicam a direção do movimento. As células adjacentes aos elementos crivados representam as células de transferência com paredes invaginadas. Elas podem ser intermediárias e sem invaginações.

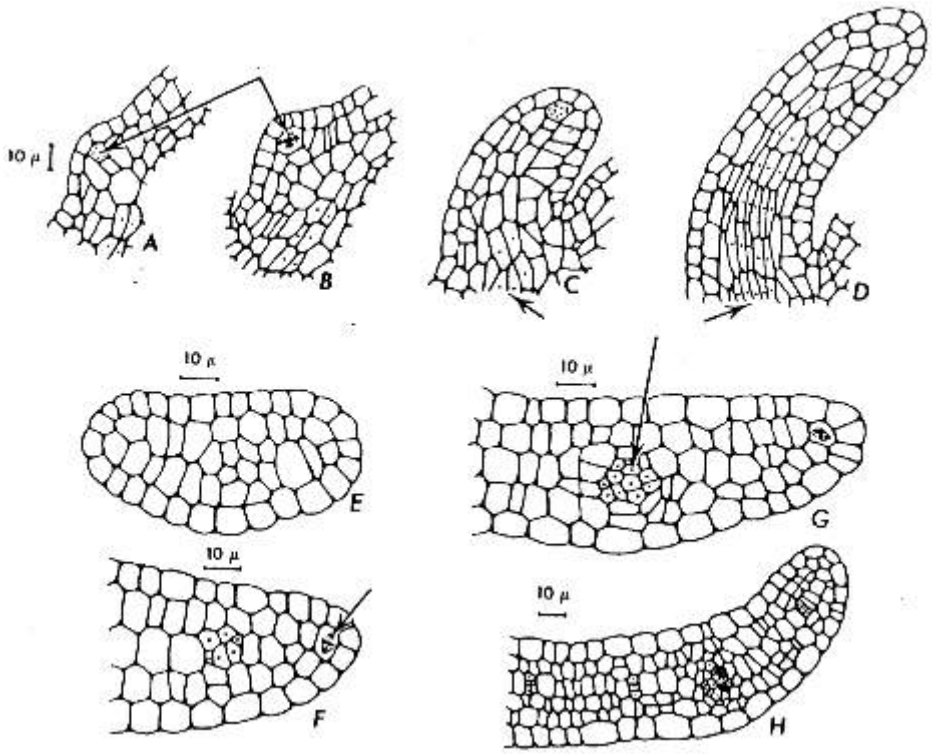


Figura 12.45 - Origem do primórdio de folha e da lâmina foliar em *Linum*. A a D - Seção longitudinal. E a H - Seção transversal. A e B – Emergência da protuberância da folha através da expansão e divisão de células da subsuperfície; a inicial subapical é definida. C e D -Crescimento ascendente do primórdio; a inicial subapical é discretamente discernível. E - Primórdio antes da iniciação da lâmina foliar. F e H - Crescimento da lâmina.

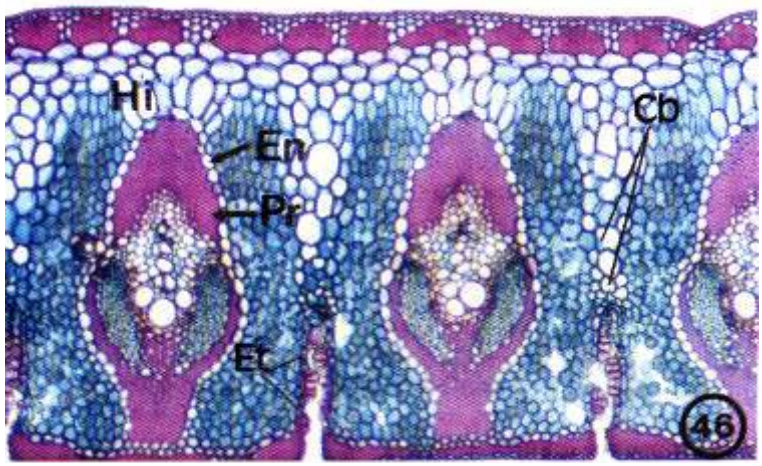


Figura 12.46 – *Vellozia gigantea,* com sulcos na superfície abaxial, onde se situam os estômatos (Et). A epiderme é plurisseriada, com fibras. A hipoderme (Hi) é bem desenvolvida, aqüífera e está em comunicação com a base dos sulcos e com extensões da endoderme (En) no sistema vascular. O periciclo (Pr) constitui as fibras do sistema vascular. Cb = célula buliforme; Et = estômato.

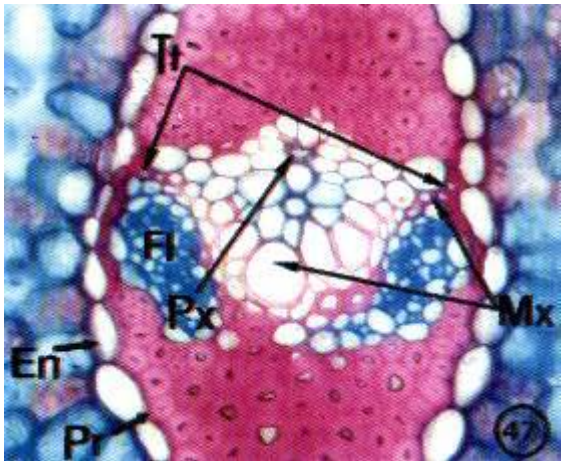


Figura 12.47 – *Vellozia compacta,* destacando-se as traqueídes de transfusão (Tt) e as células de passagem da endoderme (En) com parede interna espessada Px = protoxilema; Mx = metaxilema; Fl = floema; Pr = periciclo.

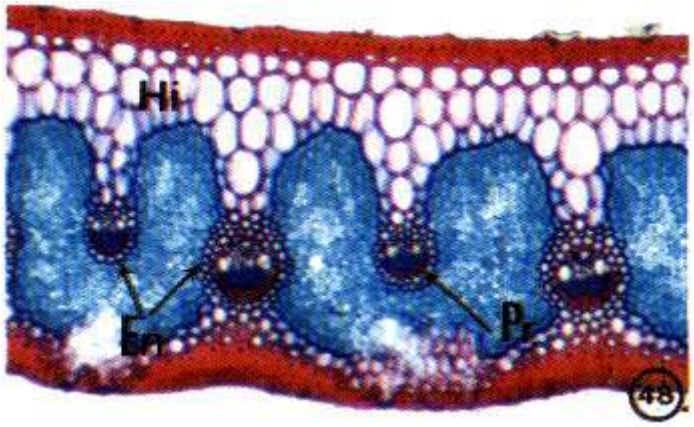


Figura 12.48 – *Syngonanthus cipoensis.* Epiderme bi a trisseriada, com paredes secundárias lignificadas e hipoderme (Hi) bem desenvolvida. En = endoderme; Pr = periciclo.

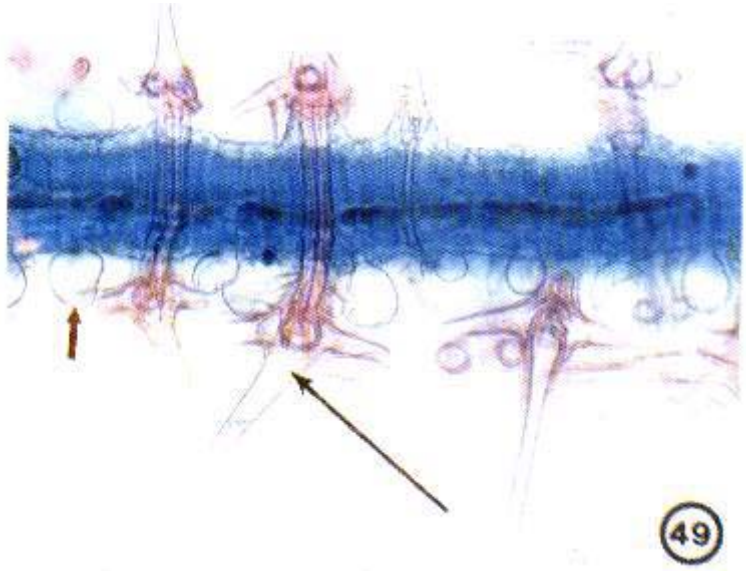
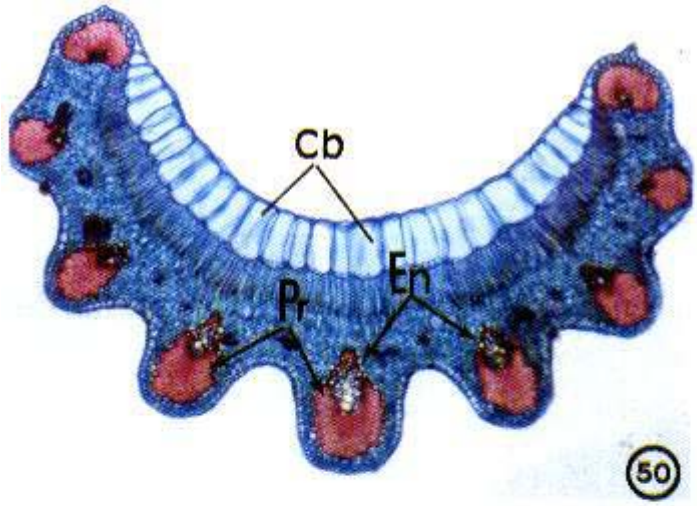
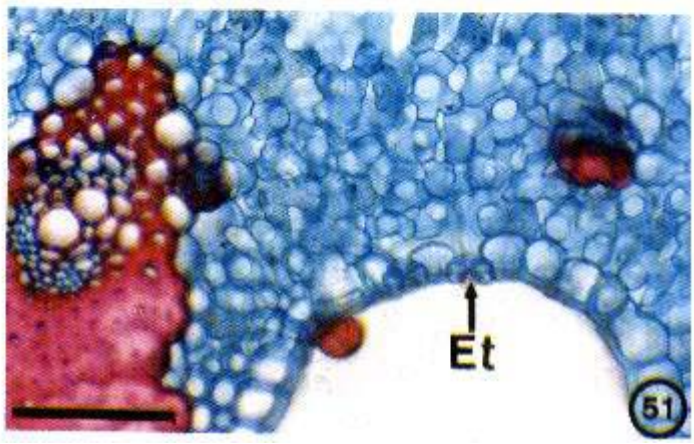


Figura 12.49 – *Croton rhamnifolius* com tricomas tectores (seta maior) das duas superfícies conecta por esclereídes no interior do mesofilo. Tricomas glandulares esféricos (seta menor).





Figuras 12.50 e 12.51 – *Discorea anomala* com células epidérmicas aquíferas (buliformes - Cb estômatos (Et) em sulcos. Pr = periciclo; En = endoderme. Barra 600 μm e 120 μm, respectivamente.

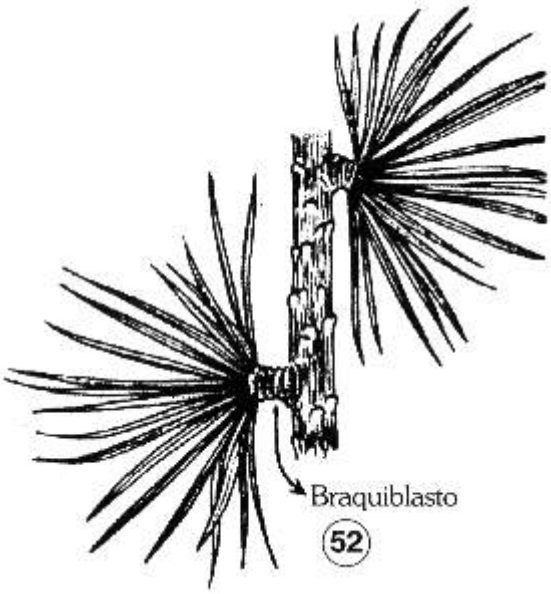
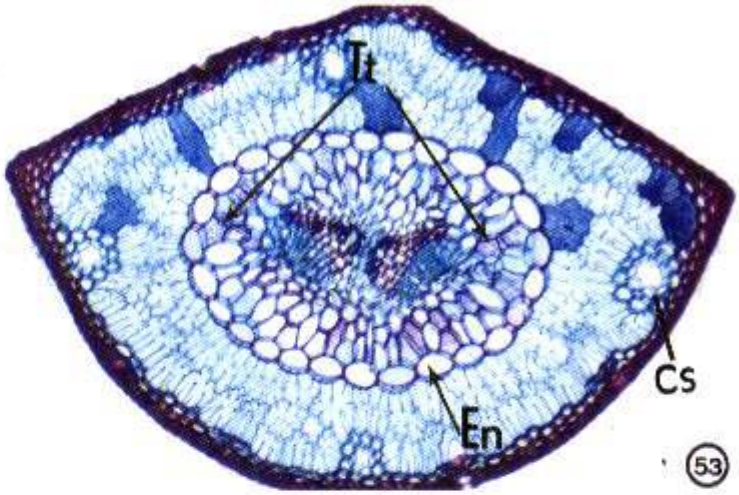
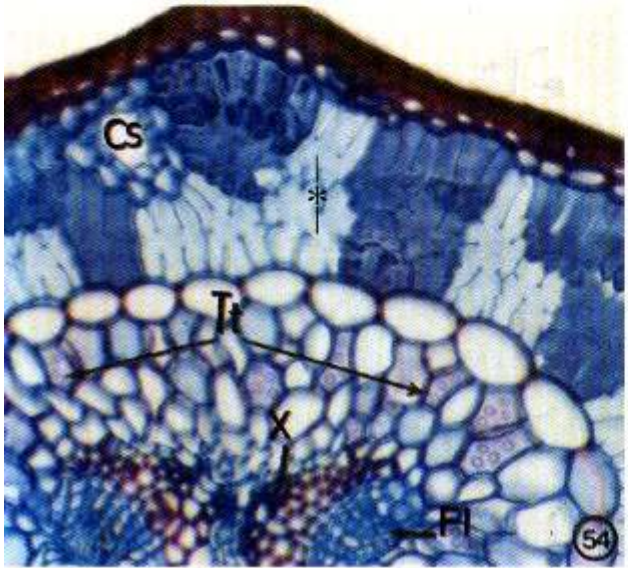
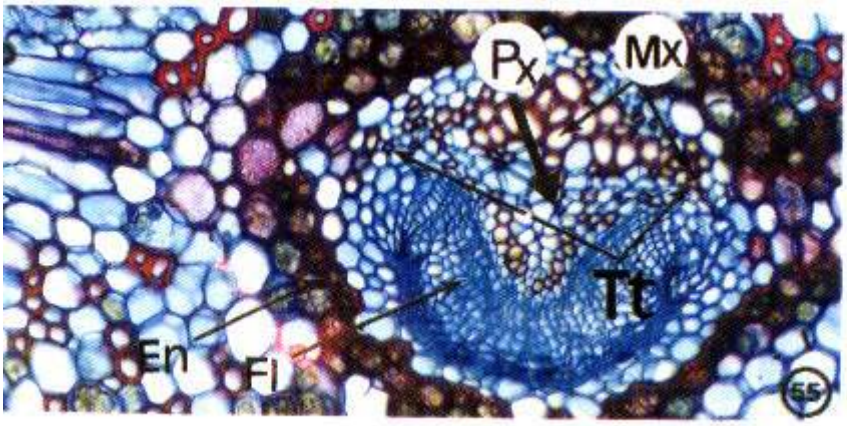


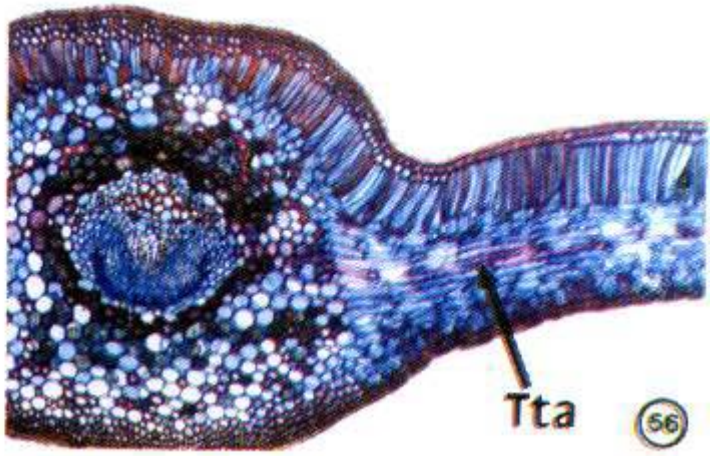
Figura 12.52 – *Pinus* sp. Ramo com dois braquiblastos contendo folhas em fascículos.





Figuras 12.53 e 12.54 – *Pinus* sp. Folha na qual se observam células epidérmicas espessadas, estômatos em depressão, mesofilo plicado(*), endoderme (En) com estrias de Caspary, traqueídes de transfusão (Tt) com pontoações areoladas. Cs = canal secretor; X = xilema; Fl = Floema.





Figuras 12.55 e 12.56 – *Cycas circinalis*. Células endodérmicas (En) com parede voltada para o sistema vascular espessada e traqueídes de transfusão nos flancos da nervura; presença de tecido de transfusão acessório (Tta). En = endoderme; Fl = floema; Mx = metaxilema; Px = protoxilema; Tt = tecido de transfusão

Figura 12.57 – Folha de *Zamia* sp. com disposição de nervuras paralelas.

SEÇÃO IV

Anatomia dos Órgãos Reprodutivos

Esta seção é composta pelos capítulos Flor, Fruto e Semente, que representam os órgãos reprodutivos dos vegetais. No capítulo sobre flor, os autores optaram por abordar mais profundamente a esporogênese, gametogênese e embriogênese, em vez de descrever anatomicamente os verticilos florais e a ontogênese floral. O capítulo sobre frutos trata da classificação mais usual destes e do desenvolvimento e histologia do pericarpo. Além disso, apresenta detalhes anatômicos de diferentes tipos de fruto, como baga, drupa, legume, cápsula e aquênio. No último capítulo é estudado o desenvolvimento da semente de angiosperma e utilizada a terminologia de Córner (1976) para a descrição dos envoltórios deste órgão. São apresentadas também a descrição das partes do embrião e a terminologia sobre plântulas.

Capítulo 13

Flor

Jorge E.A. Mariath[1]
Rinaldo P. Santos[1]
Nelson S. Bittencourt Jr.[2]

Ciclo Biológico

A reprodução é imprescindível à perpetuação das espécies animais ou vegetais. Enquanto os animais se reproduzem predominantemente de modo sexual, os vegetais podem se propagar de forma sexuada ou assexuada. Seja qual for a fase nuclear considerada, cada ciclo biológico está formado por um conjunto de células vegetativas, originadas, por mitoses sucessivas, a partir de determinada célula reprodutora (esporo, zigoto ou estrutura equivalente, como gemas adventícias, propágulos etc.), constituindo uma geração. Na maioria das plantas, o ciclo de vida envolve duas fases ou gerações: a esporofítica (diplóide) e a gametofítica (haplóide), com características alternantes.

Em uma pteridófita isosporada qualquer (Fig. 13.1), constata-se que a geração dominante é o esporófito, caracterizado por um rizoma com folhas apresentando vernação circinada. Na face dorsal dessas folhas surgem os esporângios, reunidos em soros, cuja organização varia nas famílias e nos géneros, sendo uma característica importante para a sua classificação. Nos esporângios, várias células-mãe sofrem meiose, resultando na produção de esporos haplóides. Encerra-se, assim, a fase esporofítica, com a produção de esporos, em um processo de reprodução assexuada. Ao germinar, cada esporo origina um prótalo, que constitui o gametófito. Com a diferenciação dos gametângios, formam-se os anterídios e os arquegônios, responsáveis pela produção dos gametas masculinos

[1] Departamento de Botânica, UFRGS. 91501-970 Porto Alegre, RS.
[2] Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, UNESP 15054-000 São José do Rio Preto, SP

(anterozóides) e femininos (oosferas), respectivamente. Ocorre o encontro dos gametas, nascendo, da oosfera fecundada, o novo esporófito. A fase sexuada está claramente condicionada à fase gametofítica desta pteridófita.

Nas angiospermas (Fig. 13.2) há dois tipos de gerações, que se caracterizam pelo tipo de células reprodutoras das quais provêm ou pelo tipo de células que geram. A geração assexuada, chamada de esporófito, produz esporos por meio de divisão reducional de suas células (meiose). A geração sexuada, denominada gametófito, produz gametas por divisão celular equacionai (mitose). O esporófito é um indivíduo de organização complexa, desenvolvendo-se a partir de uma oosfera fecundada (zigoto), resultado da singamia entre um gameta masculino e a oosfera, o gameta feminino. Seu desenvolvimento culmina com a formação de uma flor ou inflorescência, produzindo dois tipos de esporos: andrósporos (micrósporos) e ginósporos (megásporos), em seus respectivos esporângios – androsporângios (microsporângios) e ginosporângios (megasporângios) -, constituindo um esporófito heterosporado. Até essa fase do ciclo biológico, os eventos de formação dos esporos não estão diretamente relacionados com a reprodução sexuada.

Os gametófitos podem ser masculinos ou femininos, dependendo dos gametas que formam. Os gametófitos masculinos são os andrófitos (ou grãos de pólen) e os femininos são os ginófitos (ou sacos embrionários). O endosperma tem origem na união de um outro gameta masculino com a célula-média dos ginófitos, servindo apenas como fonte de energia e nutrientes ao embrião esporofítico em desenvolvimento.

Os gametófitos das plantas com sementes são plantas sexuadas, isto é, indivíduos que correspondem aos gametófitos cordiformes (protalos) das pteridófitas. Na pteridófita utilizada como exemplo, o gametófito autotrófico é hermafrodita, pois produz os dois gametângios, o anterídio e o arquegônio. Nas angiospermas, os gametófitos constituem os próprios gametângios simplificados, dependentes nutricionalmente do esporófito, e são unissexuais, isto é, plantas que produzem apenas gametas masculinos ou apenas gametas femininos.

Estratégias Evolutivas

As algas verdes são organismos vegetais primitivos que se relacionam, do ponto de vista evolutivo, com as plantas vasculares superiores. A reprodução sexual das algas ocorreu, inicialmente, em meio aquático, e essa característica manteve-se até o surgimento de alguns gêneros de plantas com sementes nuas - gimnospermas -, que ainda necessitam de meio líquido para o deslocamento de seus gametas flagelados. Durante a evolução para formas de vida terrestre, foram necessárias adaptações especiais das plantas, visando proteger suas células contra a desidratação, a radiação solar e a temperatura, fatores esses muito brandos no ambiente aquático. Tais adaptações afetaram também os órgãos de reprodução, os gametângios e os esporângios. Nas algas, esses órgãos eram constituídos de estruturas simples, onde o revestimento de proteção era formado apenas pela parede da célula que lhe deu origem.

As primeiras manifestações de adaptação à colonização do ambiente terrestre devem ter surgido em ancestrais que apresentavam gametângios e esporângios complexos, semelhantes aos encontrados em hepáticas e musgos atuais, com revestimento de proteção formado por, pelo menos, um estrato de células estéreis. Tal característica encontra sua expressão mais complexa nos androsporângios de gimnospermas e angiospermas, com o desenvolvimento de estratos parietais especializados, que serão ainda detalhados neste

capítulo. Além disso, no início da colonização do meio terrestre, os esporos passaram a apresentar uma cobertura resistente, capaz de suportar a desidratação, constituída por uma parede celular especial (esporoderme). Dessa forma, os esporófitos começaram a deslocar-se em direção à superfície, adaptando-se às novas condições encontradas. Os gametófitos, ao contrário, continuaram dependentes do meio líquido, como é o caso dos pteridófitos. Sob tais condições, não seria possível a colonização de áreas terrestres muito afastadas de ambientes aquáticos mais ou menos permanentes.

Ocorreu, então, um fato evolutivo de grande importância. Os gametófitos começam a se desenvolver no seio dos esporófitos, onde é possível reproduzir um ambiente semelhante ao aquático. Assim, os gametófitos adaptados a essas condições conseguem manter o fenômeno sexual de sua reprodução. Esse processo é alcançado por uma evolução diferencial dos gametófitos, que consiste de quatro passos fundamentais: heterosporia, desenvolvimento endospórico dos gametófitos, indeiscência do ginosporângio e dependência nutritiva dos gametófitos aos esporófitos.

A heterosporia, que representa o dimorfismo dos esporos, com o surgimento de andrósporos e ginósporos (micrósporos e megásporos), manifesta-se em vários grupos importantes de pteridófitos e é concomitante ao desenvolvimento endospórico dos gametófitos.

A indeiscência do ginosporângio (megasporângio), que vem a ser o desenvolvimento do ginófito no interior do próprio esporângio, marca o surgimento de sementes no reino vegetal e tem conseqüências muito importantes. Uma vez que os ginósporos não podem abandonar o esporângio de origem, criam-se as condições de dependência nutricional do ginófito ao esporófito, isto é, o ginófito passa a ser protegido e nutrido pelo esporófito. Além disso, o meio interno esporofítico assemelha-se ao meio aquático, mas com características distintas que exercem pressão seletiva e condicionam ulteriores especializações do fenômeno sexual, como a transição da zoidiogamia (gametas flagelados móveis, transportados em meio externo líquido) para a sifonogamia (gametas flagelados ou não, transportados através do crescimento de um tubo polínico). Esta transição ocorre no âmbito das gimnospermas e será mantida nas angiospermas que as sucederão.

Morfologia da Flor

A flor é um ramo altamente modificado, apresentando apêndices especializados (folhas metamorfoseadas). Esse ramo modificado é constituído de uma haste, o pedicelo, geralmente possuindo uma porção dilatada terminal, o receptáculo, de onde emergem os apêndices modificados: sépalas, pétalas, estames e carpelos (Fig. 13.3). As flores apresentam-se solitárias ou agrupadas em inflorescências, com uma classificação toda especial segundo sua tipologia.

O número e o arranjo dos órgãos florais, assim como sua forma, determinam em grande parte a aparência geral da flor. As flores proporcionam importante fonte de caracteres morfológicos para a sistemática, devido a sua constância ou pouca variabilidade, quando comparadas a estruturas vegetativas, como as folhas.

Similarmente às folhas da porção vegetativa, os órgãos florais distribuem-se de forma helicoidal (acíclica) ou em verticilos (cíclica). Com freqüência, podem-se encontrar misturas de arranjos cíclicos e acíclicos em uma ou outra estrutura da flor. Tal flor é referida como hemicíclica.

As flores são compostas por três principais conjuntos de órgãos apendiculares: o perianto (apêndices externos de proteção e, ou, atração de polinizadores), o androceu e o gineceu. O perianto pode apresentar-se indiferenciado, sendo suas partes componentes denominadas tépalas; por outro lado, pode estar diferenciado em cálice e corola. O cálice é o conjunto de peças mais externas, denominadas sépalas, freqüentemente verdes e de aspecto mais folioso; a corola é o conjunto de peças denominadas pétalas, freqüentemente coloridas e de aspecto vistoso.

O androceu compreende o conjunto de estames da flor. Os estames estão, freqüentemente, diferenciados em antera e filete, embora alguns estames petalóides não se diferenciem nessas duas partes. Na maioria das angiospermas, uma antera típica está constituída por quatro esporângios. O número de esporângios varia nos diferentes táxons, ocorrendo anteras unisporangiadas, bisporangiadas, tetrasporangiadas, octosporangiadas e até multisporangiadas. A antera tetrasporangiada apresenta uma simetria bilateral, estabelecendo duas porções equivalentes, denominadas tecas. Cada teca abriga duas urnas, as lojas ou sacos polínicos, as quais correspondem aos androsporângios, separados por um tecido estéril, o septo (que pode estar retraído ou mesmo ausente na antera madura). As tecas da antera estão ligadas entre si e com o filete através de um tecido estéril denominado conectivo, o qual ocasionalmente se expande, formando vários apêndices ou um tecido estéril conspícuo separando os esporângios. A forma especial dos apêndices do conectivo é um caráter diagnóstico importante para muitos grupos de plantas, como as Melastomataceae, sendo muitas vezes, também, de grande significado biológico.

Em geral, os estames têm, como principal função, a produção de esporos (andrósporos). Entretanto, em algumas espécies, parte dos estames se modifica em nectários para atrair insetos (estaminódios). Em certas espécies, alguns estames são férteis e outros servem de alimento aos agentes polinizadores devido a seu conteúdo rico em proteínas. Também existem vários exemplos de transformação petalóide de estames ou estruturas de forma intermediária entre estames férteis e pétalas, bem como fusões entre filetes, fusões de anteras e adnação entre estames e gineceu (ginostêmio das Orchidaceae). O filete da maioria dos estames apresenta um único feixe vascular, que se desenvolve de modo radial com xilema na sua porção central. Em seção transversal observa-se uma epiderme cutinizada, com finos tricomas ou papilas em algumas espécies e estômatos, envolvendo um parênquima fundamental, freqüentemente com pigmentos e poucos espaços intercelulares. Nectários podem estar presentes tanto no filete quanto na antera. Na maioria das vezes, o filete é longo, porém pode apresentar-se curto ou mesmo ausente.

Às vezes, os filetes apresentam-se livres ou unidos, formando um único tubo (estames monadelfos), dois grupos (estames diadelfos) e mais de dois fascículos (estames poliadelfos). Nas Asteraceae (Compositae) é comum a concrescência das anteras, enquanto em outras plantas o androceu pode incluir estames estéreis (estaminódios). Além disso, a forma das tecas e dos esporângios é propriedade topológica extremamente variável e útil para a taxonomia. As anteras apresentam deiscência (abertura espontânea) através de fendas longitudinais ou

transversais, poros ou valvas, liberando os gametófitos masculinos (andrófitos) na direção do centro da flor (anteras introrsas) ou para sua periferia (anteras extrorsas).

O gineceu compreende todos os carpelos da flor, podendo ser formado por um único carpelo (gineceu unicarpelar) ou por vários carpelos (gineceu pluricarpelar). O carpelo está formado pelo estigma, estilete e ovário. O ovário é a porção basal dilatada do carpelo, de cuja superfície interna emergem excrescências formadas por tecidos epidérmicos e subepidérmicos (placenta) para o interior da cavidade central (lóculo), de onde se originam os rudimentos seminais (óvulos). Os padrões mais comuns de placentação são o axilar, parietal, central-livre e basal. No caso do gineceu pluricarpelar, o ovário apresenta carpelos livres ou concrescidos. No primeiro caso é apocárpico e, no segundo, sincárpico. No ovário sincárpico, cada carpelo pode guardar sua individualidade, formando lóculos separados, individualizados através de septos - neste caso ele é plurilocular. Também pode perder a individualidade, pela ausência das paredes separadoras (septos), de modo que resulte um único lóculo - ovário sincárpico unilocular. Se os carpelos são livres, o termo pistilo é equivalente em significado ao termo carpelo. Se, entretanto, os carpelos são concrescidos, os termos não são equivalentes, porque cada carpelo constitui apenas uma subunidade interna do pistilo, o qual é considerado composto. A posição do gineceu com relação ao eixo floral e aos outros órgãos da flor é importante para sua descrição. Se os carpelos se inserem na parte mais alta do receptáculo e os outros órgãos florais, mais abaixo, o ovário é chamado de súpero, e a flor é hipógina. Se os outros órgãos florais estão inseridos no eixo floral a meia altura do ovário, este *recebe* a denominação de médio, e a flor é perígina. O ovário é ínfero e a flor é epígina se o ovário se posiciona abaixo do nível de divergência dos órgãos florais periféricos. O estigma é a porção do carpelo receptora de grãos de pólen (andrófitos) e, comumente, constitui-se de papilas que eliminam substâncias que auxiliam a adesão, hidratação e germinação dos grãos de pólen, estimulando o desenvolvimento do tubo polínico. O estilete é a haste que suporta o estigma, usualmente delgada e especializada na condução dos tubos polínicos em crescimento, podendo, às vezes, estar ausente. Neste caso, o estigma é séssil. O estigma e o estilete exercem freqüentemente importantes funções no processo de reconhecimento e seleção dos andrófitos nos sistemas de incompatibilidade.

Os rudimentos seminais são os precursores das sementes; portanto, o seu estudo é de vital importância para a compreensão da estrutura e função destas. Os rudimentos seminais têm origem nas camadas subdérmicas do bordo das folhas carpelares ou, com menor freqüência, na porção laminar, quando as placentas surgem na face interna do carpelo. Em alguns casos, surgem de placentas centrais, provavelmente constituídas por tecido axial associado ao tecido carpelar. Morfologicamente, estão constituídos pelo nucelo, tegumento(s), calaza, rafe e funículo.

O nucelo é o esporângio, ou seja, o órgão no qual ocorre o processo da esporogênese. Tendo em vista que nos espermatófitos os ginósporos não são liberados pelo esporângio, este também é o local onde o esporo viável forma o gametófito feminino, o qual, por sua vez, após a fecundação, origina o embrião e o endosperma. O nucelo é envolvido por um ou dois tegumentos, que ultrapassam o esporângio, arqueando-se sobre seu ápice para formar a micrópila, com função de orientar a passagem do tubo polínico. Os tegumentos protegem e nutrem o nucelo e, na semente madura, participam na formação do envoltório da semente, juntamente com parte da calaza e a rafe (parte do funículo que se desenvolve paralelamente ao nucelo, em rudimentos seminais anátropos). A base dos rudimentos seminais denomina-se calaza e é a essa região que geralmente chegam terminais de feixes vasculares, com função nutritiva, oriundos da placenta e que percorrem o funículo. O rudimento seminal é conectado à placenta por meio de um pedúnculo, o funículo.

Ontogenia do Androceu

Vários estudos de organogênese floral descrevem o surgimento do primórdio estaminal como projeções arredondadas ou em forma de crescente que partem do receptáculo floral, após o surgimento dos primórdios do cálice e da corola. Esses primórdios apresentam uma estrutura de túnica e corpo, constituída por uma camada de células da protoderme que recobre um tecido em forma de domo.

Como nos primórdios foliares e segmentos do perianto, a formação dos estames freqüentemente se inicia por ciclos repetitivos de expansão e alongamento e divisões periclinais de células subdérmicas.

Em geral, a histogênese inicial da antera começa com a formação de um tecido fértil e de uma camada estéril subepidérmica, a camada parietal primária. A partir desta camada, por divisão periclinal, são originados dois novos estratos: o estrato parietal secundário externo e o secundário interno. Esses dois estratos originam todos os demais estratos parietais da antera: o endotécio, a camada média (ou camadas médias) e o tapete. O desenvolvimento da antera, acompanhado por meio de seções transversais, permite reconhecer quatro tipos de formação dos estratos parietais do esporângio:

- Básico – As camadas parietais secundárias externa e interna dividem-se periclinalmente; a primeira dá origem ao endotécio e à camada média externa, e a segunda, à camada média interna e ao tapete.

- Dicotiledôneo – A camada parietal secundária externa divide-se dando origem ao endotécio e à camada média, enquanto a camada interna se diferencia diretamente em tapete.

- Monocotiledôneo - A camada parietal secundária interna divide-se e produz a camada média e o tapete, enquanto a externa forma o endotécio.

- Reduzido - As camadas parietais externa e interna transformam-se diretamente em endotécio e tapete, respectivamente, e a camada média é ausente.

As etapas subseqüentes de diferenciação da antera serão analisadas com base em um estudo de caso da erva-mate *(Ilex paraguariensis* A.St.Hil.), uma aqüifoliácea (Santos, 1993).

Após a emergência do cálice e corola, os primórdios estaminais surgem como protuberâncias sobre o receptáculo floral, separando-se centrifugamente durante a sua diferenciação. Inicialmente, a protoderme cobre o tecido meristemático em crescimento em cada primórdio (Fig. 13.4 - A). Em seção transversal, o primórdio estaminal toma a sua forma característica, com a formação de dois lobos em cada teca, sem que haja descontinuidade no tecido meristemático hipodérmico (Fig. 13.4 - B). Com a vacuolação das células medianas dos meristemas, tem-se a formação do septo que separa duas massas de células em cada teca: as células iniciais do esporângio (Fig. 13.4 - C).

A formação dos estratos parietais é do tipo dicotiledôneo, a partir das camadas parietais secundárias subdérmicas. As células da camada parietal secundária externa sofrem divisão periclinal, originando o endotécio, adjacente à epiderme, e a camada média, no lado interno. A camada parietal secundária interna diferencia-se diretamente nas células do tapete (Fig. 13.4 –

E). O tecido meristemático subjacente à camada parietal secundária interna torna-se potencialmente capaz de originar células esporogênicas, embora nesse estádio ainda não tenha perdido a habilidade de formar células somáticas. Segundo Pozner (2001), este tecido deve ser reconhecido como arquespório, o qual é definido como um grupo de células que iniciaram uma fase de diferenciação pré-meiótica, podendo multiplicar-se por divisões mitóticas durante este processo e formar o total ou parte do tecido meiótico, ou seja, esporogênico.

Em *Ilex paraguariensis,* as células arquespóricas adjacentes ao conectivo sofrem vacuolação e aumentam em volume, passando a funcionar como tapete interno. Este tecido tem a forma de "U", quando visto em seção transversal da antera jovem (Fig. 13.4 - D a F), e não se origina do conectivo, já diferenciado. As células do tapete interno mantêm-se adjacentes às do tapete de origem parietal e constituem uma camada que envolve por completo o tecido esporogênico (Fig. 13.4 - F). Neste estádio, as células esporogênicas contêm núcleo proeminente e citoplasma denso, apresentando plastídios dispersos e abundantes. Durante a fase de diferenciação pré-meiótica, as células esporogênicas se multiplicam por divisões mitóticas e aumentam em volume. Encerradas as divisões mitóticas, as células esporogênicas entram em prófase meiótica, tornando-se células-mãe de andrósporos.

Os estratos parietais

A epiderme

A epiderme da antera é, tipicamente, fina na maturidade, podendo ocorrer colapso, compressão, distensão ou ruptura de suas células; o endotécio pode então constituir a camada mais externa da antera. Em alguns casos, a antera reveste-se de tricomas ou desenvolve faixas fibrosas à semelhança de um endotécio, denominando-se exotécio; a epiderme também pode simular um tapete, com células binucleadas.

As células epidérmicas também podem estar envolvidas na abertura do androsporângio, como no caso da *Tabebuia pulcherrima,* sem participação direta do endotécio. Durante a ontogenia da antera, as células do sítio de ruptura do estômio permanecem pequenas e com paredes delgadas. Já as fileiras de células epidérmicas de ambos os lados do sítio de ruptura diferenciam-se gradualmente em células estomiais, anticlinalmente alongadas e com cutícula, parede periclinal externa e parte das anticlinais espessadas. A ruptura do estômio coincide, aproximadamente, com o momento em que a flor se abre. As células estomiais desidratam-se e, como resultado das forças de coesão-adesão entre as moléculas de água e as paredes celulares, contraem-se. Não obstante, devido aos espessamentos cuticulares e parietais, as dimensões no lado externo das fileiras de células estomiais tendem a permanecer fixas. Conseqüentemente, elas se dobram para dentro, rompendo o estômio (Figs. 13.5 – A e B).

Endotécio

O endotécio é a camada de células abaixo da epiderme, geralmente uniestratificada, que apresenta espessamentos parietais especializados, com função na deiscência da antera. Os espessamentos parietais predominam nas paredes tangenciais internas e nas anticlinais. Entretanto, em alguns casos, eles atingem as paredes tangenciais externas, adquirindo forma circular, ou de anel; forma helicoidal, ou ramificada, e forma reticulada. Podem ocorrer vários tipos de espessamento descontínuo. A ausência de espessamentos do endotécio é uma condição derivada e, muitas vezes, correlacionada à deiscência poricida (abertura da antera na forma de um poro apical), apesar de algumas famílias apresentarem esse tipo de deiscência e endotécio espessado.

A constituição química dos espessamentos é, em geral, celulósica; em alguns casos é acrescida de pequena quantidade de material péctico e lignina. Normalmente, o espessamento está limitado à parte protuberante do esporângio, porém o conectivo também pode desenvolver, em uma ou mais camadas de células, esse tipo de espessamento.

Camada média

A camada média pode ser formada ou não durante a ontogênese da parede do esporângio, dependendo dos estratos parietais diferenciados. Quando presente, o número de camadas é variável, podendo ocorrer uma a duas camadas de células, excepcionalmente até cinco estratos. Em geral são camadas transitórias ou efêmeras, sendo obliteradas ao final do desenvolvimento. Em algumas espécies são persistentes até a deiscência da antera. Às vezes, a camada média desenvolve espessamentos semelhantes ao endotécio.

Tapete

É a camada mais interna dos estratos parietais e origina-se de derivadas da camada parietal secundária interna na região protuberante do esporângio e do conectivo na metade interna do lóculo da antera, sendo esse o padrão de desenvolvimento mais freqüente em angiospermas (Fig. 13.6 - A e B). Em alguns casos foi identificada sua origem a partir de células iniciais do arquespório, como em *Triticale e* em *Ilex paraguariensis* (Santos, 1993).

O estrato parietal do tapete está constituído, em geral, por uma camada de células. Mas, na face voltada para a epiderme, pode também ser bisseriado e multisseriado e na face voltada para o conectivo, multisseriado.

Devido à proximidade ao tecido esporogênico, o tapete apresenta as seguintes funções: nutrição do tecido esporogênico (arquespório) e dos andrósporos; secreção de calase durante a separação das tétrades ao final da esporogênese; síntese de esporopolenina para a formação da parede dos grãos de pólen (esporoderme); produção dos orbículos (corpúsculos de Ubisch ou partículas de esporopolenina); e síntese e liberação de materiais sobre o grão de pólen, como

"Pollenkitt" (material lipídico, flavonóides, carotenóides e produtos da degradação de proteínas do tapete), trifino (termo coletivo para "cobertura do pólen", constituído de uma mistura de substâncias hidrofóbicas derivadas da dissolução do tapete, aparentemente formado por material protéico), enzimas e proteínas de reconhecimento.

Nas anteras jovens, o tapete mantém a continuidade com as células-mãe de andrósporos através de plasmodesmos, pêlos quais os nutrientes chegam a essas células, até a formação dos meiócitos. Essas conexões são interrompidas quando a calose é depositada na face interna da parede de cada célula-mãe de andrósporos, ainda no início do processo meiótico.

As células do tapete são inicialmente uninucleadas, porém, na maioria das plantas, divisões mitóticas dos seus núcleos, não acompanhadas de citocinese, proporcionam o surgimento de células 2-, 4-, ou, algumas vezes, 16-nucleadas. Freqüentemente, por meio de fusões nucleares, as células do tapete tornam-se poliplóides.

O tapete pode ser classificado em três tipos básicos: secretor ou glandular, quando suas células permanecem circundando o lóculo, adjacentes aos demais estratos parietais, podendo ocorrer a eliminação de remanescentes de seus protoplastos em degeneração dentro da cavidade locular, durante as fases iniciais da gametogênese; ameboidal, ou plasmodial, quando ocorre a protrusão das células para o interior do lóculo, com conseqüente fusão dos protoplastos, formando um plasmódio cenocítico; e invasivo, quando os protoplastos de um tapete multiestratificado invadem a cavidade locular, porém não se fundem para formar um cenócito (Furness e Rudall, 1998).

Em geral, as células perdem suas paredes celulares periclinais internas e radiais no tapete secretor, ou todas as paredes, no tapete ameboidal. Este evento ocorre no fim da meiose e da formação das tétrades de andrósporos, o que parece ter grande importância funcional para os processos de secreção de substâncias para o interior do lóculo. As células do tapete degeneram-se após a formação da esporoderme e não estão presentes na antera deiscente.

Orbículos (ou corpúsculos de Ubisch) são partículas de forma e tamanho variados que revestem a superfície interna das células do tapete secretor. Sua síntese ocorre no citoplasma das células do tapete. Para seu processo de polimerização e transporte, estão envolvidas vesículas associadas ao Golgi (dictiossomos) e retículo endoplasmático, as quais são secretadas através da membrana plasmática na forma de pró-orbículos. Em contato com o fluido locular, essas vesículas rapidamente são impregnadas por esporopolenina, transformando-se em orbículos (Fig. 13.7). Em estádios mais avançados da esporogênese, e em fases subseqüentes, o conjunto de orbículos forma a membrana tapetal (junto à superfície interna da parede do lóculo). Adicionalmente, a síntese de esporopolenina junto às paredes tangenciais externas do tapete, adjacentes à camada média, forma a membrana peritapetal. Com a degeneração do tapete, as membranas tapetai e peritapetal formam um "saco" envolvendo os grãos de pólen maduros e o conteúdo locular (Figs. 13.8- A e B).

Androsporogênese (microsporogênese)

Durante o desenvolvimento dos estratos parietais da antera, como no caso de *Ilex paraguariensis,* as iniciais subepidérmicas do esporângio formam o arquespório ou tecido esporogênico, as quais iniciam o processo de divisão meiótica (meiose I e meiose II) e transformam as células-mãe de andrósporos (Fig. 13.14). Estas células estão organizadas de forma compacta, apresentando plasmodesmos que intercomunicam todas as suas células.

Durante o início da prófase meiótica ocorre deposição de calose entre a plasmalema e a parede original de cada célula-mãe de andrósporos. Conexões citoplasmáticas atravessam a calose, mantendo a comunicação entre os meiócitos, fato esse bastante freqüente nas angiospermas. Tais conexões citoplasmáticas garantem rápida distribuição de nutrientes e de substâncias de crescimento entre as células-mãe de andrósporos, permitindo que a meiose ocorra de modo sincronizado em todo o esporângio. As conexões desaparecem antes da meiose II, de tal forma que as tétrades resultantes ficam isoladas, umas das outras, no mesmo lóculo.

Durante a meiose, dois tipos de citocinese meiótica podem ocorrer: o tipo sucessivo, onde o final da meiose I é seguido pela formação de uma parede celular entre os dois núcleos (díade); e o tipo simultâneo, em que não se formam paredes até que os quatro núcleos haplóides tenham sido formados (Fig. 13.14). No simultâneo, as paredes contendo calose não são depositadas na placa equatorial, mas são formadas centripetamente, a partir da borda de célula, encontrando-se no seu centro. Nas dicotiledôneas, os quatro andrósporos resultantes têm um arranjo tetraédrico típico, enquanto, nas monocotiledôneas, o tipo mais comum de organização é o isobilateral. Outros padrões, como decussado, em forma de T e linear, são de ocorrência menos freqüente.

Após a fase de tétrade, a parede calósica é dissolvida, ocorrendo a liberação dos esporos (andrósporos). A Figura 13.9 sumaria as diferentes etapas da esporogênese, utilizando como exemplo *Tabebuia pulcherrima.*

Androgametogênese (microgametogênese)

As diferentes etapas da gametogênese encontram-se descritas na Figura 13.14 e são analisadas detalhadamente em um estudo de caso realizado com *Ilex paraguariensis* (Fig. 13.10) . Nesta espécie, a gametogênese inicia-se após a liberação dos andrósporos da tétrade (Fig. 13.10 - A). Os andrósporos, livres no fluido locular (Fig. 13.10 B), aumentam de volume. Amiloplastos de pequenas dimensões também estão presentes, dispersos pelo citoplasma (Fig. 13.10 - B e C). A polarização do núcleo começa com o aparecimento de pequenos vacúolos, que mais tarde se fundem e originam um grande e único vacúolo (Fig. 13.10 - D). Os plastídios têm forma alongada e encontram-se dispersos pelo citoplasma, o qual *se* apresenta comprimido contra a parede do andrósporo (Fig. 13.10 – D).

A célula do andrósporo entra em mitose assimétrica (Fig. 13.10 - E e F). Após a citocinese originam-se duas células desiguais, separadas por uma delgada parede pectocelulósica: a célula vegetativa (sifonogênica) e a célula generativa (gametogênica), periférica (Fig. 13.10 - F).

A célula vegetativa ocupa a maior parte do volume do gametófito jovem e tem um núcleo esférico central, com um ou dois nucléolos. A vacuolação pré-mitótica desaparece completamente, e os plastos apresentam uma fase de amilogênese intensa, adquirindo grãos de amido com grandes dimensões e que ocupam grande parte do seu volume celular (Fig. 13.10 — F e G). A amilólise ocorre imediatamente após a incorporação da célula generativa e os grãos de amido são catabolizados pela célula vegetativa (Fig. 13.10 - F a H), desaparecendo por completo no andrófito deiscente (Fig. 13.10 - I e J). Durante a amilólise, o núcleo vegetativo é circundado por grande quantidade de amiloplastos (Fig. 13.10 - H).

A célula generativa, imediatamente após a mitose do andrósporo, encontra-se comprimida pela célula vegetativa contra a esporoderme (Fig. 13.10 - F). Apresenta um núcleo comparativamente menor, com forma esférica, cromatina condensada e com nucléolo distinto. Plastídios não foram encontrados. O processo de englobamento começa pelo desligamento da célula generativa junto à parede péctica da esporoderme. Isso é acompanhado pelo "estrangulamento" da sua face citoplasmática parietal. Mediante essa compressão do citoplasma, forma-se um "cordão", algumas vezes espiralado, limitado por parede péctica, o qual liga, temporariamente, a célula generativa à esporoderme (Fig. 13.10 - H). Esta conexão é dissolvida e a célula passa a assumir, gradativamente, uma forma alongada e falciforme (Fig. 13.10 - I e J).

O núcleo vegetativo e a célula generativa sofrem uma gradual aproximação, resultando na formação de uma unidade germinativa masculina ("male germ unit"). Essa unidade morfológica persiste até a deiscência da antera, no centro do citoplasma vegetativo. O núcleo vegetativo muda seu formato, tornando-se ovóide e com uma depressão longitudinal, onde se aloja a célula generativa, sem manter qualquer conexão física, mas apenas uma estabilidade conformacional (Fig. 13.10 - I e J e Fig. 13.11 - B).

Em 70% das angiospermas estudadas, a planta gametofítica liberada (andrófito ou grão de pólen) apresenta-se bicelular, constituída pelas células vegetativa e generativa. Nas demais, a liberação ocorre na forma tricelular, ou seja, apresentando a célula vegetativa e duas espermáticas (Fig. 13.11 -A). Em muitas plantas, após a divisão da célula generativa, as espermáticas não se separam, mas mantêm-se associadas uma com a outra e com o núcleo da vegetativa, integrando ainda a unidade germinativa masculina.

Na maioria das espécies, os grãos de pólen apresentam-se isolados, sendo denominados mônades, mas em cerca de 55 famílias de angiospermas, eles formam unidades polinicas maiores, como as díades, tétrades, políades, mássulas e polínios. Após as mônades, as tétrades são as unidades mais comuns. As políades resultam do agrupamento de um número definido de grãos de pólen, múltiplos de quatro. As mássulas

resultam de um número grande e não definido de grãos de pólen, enquanto os polínios reúnem todos os grãos de pólen de um ou mais lóculos da antera. As mássulas e polínios são as unidades polínicas mais evoluídas.

Esporoderme

O desenvolvimento de uma parede resistente envolvendo a futura geração gametofítica masculina, o andrófito, foi de importância fundamental na conquista do ambiente terrestre pelas plantas superiores e no advento do processo de polinização nas gimnospermas e angiospermas. Sendo transportado pelo vento (polinização anemófila) ou mediante a ação involuntária de vetores animais (polinização zoófila), o andrófito encontra-se em um meio totalmente hostil, onde os riscos de dessecação são enormes. Graças a uma parede celular resistente, especializada e estratificada (a esporoderme), às propriedades coloidais hidrofílicas do citoplasma gametofítico masculino e à presença de substâncias hidrofóbicas provenientes das células do tapete, que se depositam sobre a parede do andrófito, os danos causados pela desidratação excessiva são amenizados.

A esporoderme constitui-se de uma parede celular de grande complexidade, estratificada em camadas distintas com propriedades físicas e químicas específicas. Erdtman (1952) sugeriu uma terminologia morfológica para a estratificação da esporoderme, a qual primariamente pode ser dividida em exina e intina.

A exina é um dos primeiros estratos da esporoderme a ser formado e, devido aos variados padrões de sua superfície externa, em diferentes táxons vegetais, e à possibilidade de fossilização, tem sido utilizada como um critério de classificação e distinção taxonômica. A exina é acetólise-resistente (Fig. 13.12 - A). No estudo da esporoderme em esporos e grãos de pólen de angiospermas, o método de acetólise desenvolvido por Erdtman, no qual a esporoderme é submetida a uma lavagem com ácidos aquecidos, tornou-se muito difundido e utilizado em palinologia. Apesar de revelar detalhes da exina que, em condições naturais, podem estar encobertos por restos das células do tecido esporofítico (tapete) provenientes da parede do androsporângio ou por substâncias liberadas por estas, como lipídios e proteínas, o método de acetólise tem por desvantagem eliminar os demais estratos não-resistentes à acetólise. Então, o estudo da esporoderme acetolizada é, usualmente, um estudo da exina.

A exina começa a se formar enquanto os andrósporos estão envoltos por calose, e seu padrão é mediado por um estrato polissacarídico - a primexina -, que precede sua síntese. A primexina é o primeiro componente da esporoderme e é formado logo após a citocinese. Tem como função determinar o padrão inicial da exina e formar as aberturas, zonas de menor espessura da exina, por onde o tubo polínico emerge durante a germinação do andrófito sobre o estigma, após a polinização (Fig. 13.12 - B). A forma das aberturas pode ser alongada, constituindo um colpo (quando a abertura se estende de pólo a pólo) ou sulco (quando a abertura se localiza nos pólos), ou arredondada, constituindo um

poro. Combinações destes dois tipos de abertura (aberturas compostas) formam aberturas do tipo colporo (colpo + poro).

A exina apresenta-se estratificada em sexina, a camada ornamentada mais externa, e nexina, ou camada basal. A sexina compreende as columelas, estruturadas na forma de bastões radiais (fusionados lateralmente ou não), que sustentam um teto (exina tectata), o qual pode estar ausente (exina intectada) ou parcialmente ausente (exina semitectada). Sobre o teto, ornamentações de formatos variados podem ser encontradas: espinhos, clavas, báculas, estrias, verrugas etc. (Fig. 13.13). Ultra-estruturalmente, a sexina é compacta, sem a presença de nenhum tipo de lamelação e de consistência granular ou fibrilar. A nexina é o estrato basal da exina, onde se inserem as columelas. Está subdividida em dois estratos: a nexina l (mais externa) e a nexina 2 (mais interna e mais delgada), que pode estar ausente em algumas angiospermas. A nexina l apresenta-se compacta, à semelhança da sexina; já a nexina 2 tem estrutura lamelada. Quimicamente, a sexina e a nexina l *são* semelhantes, formando a ectexina. Ambas são acetólise-resistentes e não são coradas pela fucsina básica. Reagem positivamente, também, com o azul-de-toluidina O, adquirindo uma coloração verde-clara. A nexina 2, ao contrário, cora-se com a fucsina básica e com o azul-de-toluidina O, apresentando cor verde-escura. A nexina 2 equivale à endexina, e sua única similaridade com a ectexina é a resistência à acetólise.

O principal componente da exina é a esporopolenina, uma substância quimicamente resistente, inclusive a ácidos fortes, o que explica a resistência à acetólise, derivada de carotenóides, ácidos .graxos e fenilpropanóides. Esses componentes são originados em células do tapete (células esporofíticas diplóides) e nos andrósporos (células haplóides), a partir do fim da meiose. A atividade simultânea destes dois sítios de produção de "componentes da esporopolenina", e não da esporopolenina propriamente dita, produz a exina tal como é conhecida. Possivelmente, a proporção dos componentes varie nos diferentes *taxa,* assim como a importância de cada tecido na sua síntese. Portanto, a esporopolenina não é idêntica em todas as angiospermas. Na ectexina, a esporopolenina é mais abundante e, provavelmente, constitui o seu único componente. Na endexina, além de esporopolenina, são encontrados compostos polissacarídicos (substâncias pécticas).

A intina é descrita como sendo o estrato da esporoderme mais interno, depositado após a formação da exina, o qual apresenta constituição predominantemente celulósica, acrescida de outros componentes como pectinas e proteínas. Análises mais recentes têm demonstrado que esta camada é estratificada, com estratos diferenciados química, estrutural e funcionalmente. Três camadas principais foram identificadas nas zonas de abertura de grãos de pólen, mas são geralmente compactadas entre as aberturas. E totalmente destruída no processo de acetólise. A intina contém somente polissacarídeos como principais componentes estruturais. Sob as aberturas, a intina é mais espessada e especializada. Ao longo dos mesocolpos (zona da esporoderme que não compreende as aberturas) é mais delgada.

Têm sido encontradas variações quanto à estrutura, localização e composição química dos estratos polissacarídicos da esporoderme. Sob os colpos tem sido evidenciado um estrato laminado espesso, em forma de lente, localizado entre a intina e a nexina, o qual se denomina mesina, "Zwischenkòrper", camada Z ou medina. Este estrato foi descrito, química e funcionalmente, tendo-se constatado a sua composição péctica. Os testes

histoquímicos aplicados para detectar a presença de celulose não levaram a resultados conclusivos. O estrato laminado (intermediário) atua na ruptura da fina lamela de esporopolenina nas aberturas dos grãos de pólen, graças *às* propriedades de geleificação das pectinas, quando hidratadas. Além disso, pode atuar na proteção das regiões de abertura, onde a exina é muitas vezes ausente, e facilitar a acomodação das mudanças de volume do grão de pólen, devido a sua compressibilidade e estrutura lamelar.

Concomitantemente ao estádio de vacuolação do andrófito, os estratos polissacarídicos sob os mesocolpos podem sofrer considerável aumento em sua espessura. Nestas zonas, podem alcançar até 4/u,m de espessura, o que corresponde a um aumento de cerca de cinco vezes a espessura encontrada durante o estádio desidratado. Após a reidratação do andrófito no estigma e com a formação do tubo polínico, ocorre rompimento dos estratos polissacarídicos da esporoderme. O mais interno, a intina, torna-se contínuo com a parede do tubo polínico.

Tubo polínico

O tubo polínico é produzido após a germinação sobre o estigma ou durante adequada incubação *in vitro*. E o veículo de transporte dos gametas masculinos ou da célula generativa, a qual se divide formando os respectivos gametas, até o rudimento seminal no interior do ovário, e é o resultado do crescimento da célula vegetativa, *sem* divisão celular.

A germinação tem início com a hidratação do grão de pólen sobre o estigma receptivo, podendo ocorrer em minutos ou horas. Tanto a célula generativa (gametas masculinos) quanto o núcleo da célula vegetativa migram para o interior do tubo polínico após sua formação, localizando-se próximo à extremidade deste.

No interior do tubo polínico, os gametas podem manter-se associados ao núcleo vegetativo, como no caso de *Gossypiume plumbago,* à semelhança do que foi encontrado em *Ilexparaguaríensis* desde a fase de andrófito maduro, conforme visto anteriormente.

Em geral, os tubos polínicos são organizados em quatro zonas: zona apical e zona subapical, ambas com parede celular contendo pouco material fibrilar e citoplasma rico em vesículas e dictiossomos; zona nuclear, onde se encontram o núcleo vegetativo e a célula generativa alongada, ou as células espermáticas, e onde ocorre a deposição de uma fina camada de calose sobre a superfície interna da parede celular; e zona de vacuolação, onde ocorre a formação de tampões de calose e a camada de calose sobre a superfície interna da parede celular é mais espessa.

A parede celular dos tubos polínicos está constituída, basicamente, por três tipos de polissacarídeos: celulose, pectinas e calose. Esses componentes estão estruturados em uma camada externa péctica microfibrilar, uma camada microfibrilar média celulósica e uma camada interna de calose. A celulose não é produzida na zona apical, mas somente ao longo do tubo. Pectinas são encontradas ao longo de todo o tubo polínico, sobretudo na zona apical, permitindo uma consistência gelatinosa da extremidade deste, favorável ao seu

crescimento. A calose está presente em tubos polínicos na forma de um polímero não-fibrilar, amorfa sob microscopia eletrônica de transmissão.

Os tampões de calose são formados ao longo do tubo polínico, à medida que este se alonga. Sua função é isolar as zonas onde o citoplasma é menos ativo daquelas de intensa atividade, além de manter o citoplasma restrito às zonas apicais, já que durante o crescimento dos tubos polínicos não ocorre aumento de massa intracelular.

Ginosporângio (Megasporângio)

Desenvolvimento do ginosporângio

Os rudimentos seminais originam-se das divisões periclinais da segunda ou terceira camada de células do tecido placentário, sendo distinguidos em bi ou trizonados.

A organização histológica do primórdio do rudimento seminal reproduz a estrutura de túnica e corpo, semelhante a um ápice caulinar. Em geral, há uma correlação entre o tipo de rudimento seminal e a dimensão final da semente. Rudimentos seminais de origem trizonada apresentam um potencial ontogenético maior, dando origem a rudimentos seminais maiores, com funículos, rafes e nucelos bem desenvolvidos, em comparação aos bizonados. Os rudimentos seminais trizonados estão amplamente distribuídos em famílias consideradas primitivas, sendo os bizonados um caráter derivado.

Com base no estudo de *Tabebuia pulcherrima* (Fig. 13.15), pode-se observar que o padrão de divisões celulares das células da placenta, antes de ter início a ontogenia dos rudimentos seminais, apresenta uma estrutura trizonada. Na camada dérmica (zona I) foram observadas apenas divisões anticlinais. O mesmo padrão é observado na camada subdérmica (zona II). Entretanto, às vezes, uma ou outra célula desta camada divide-se oblíqua ou periclinalmente. No tecido adjacente à camada subdérmica (zona III) não há um padrão regular de divisões celulares. O desenvolvimento dos rudimentos seminais inicia-se por divisões periclinais na zona III, enquanto as células das camadas dérmica e subdérmica continuam a se multiplicar pelo padrão observado no desenvolvimento da placenta.

Natureza do nucelo

O nucelo desenvolve-se a partir da porção apical do rudimento seminal. No interior do nucelo, uma célula subdérmica na extremidade micropilar torna-se uma inicial do arquespório. Quando essa célula funciona diretamente como célula-mãe de ginósporo, a célula inicial está muito próxima da superfície do nucelo e o rudimento denomina-se tenuinucelado. Por outro lado, há casos em que a célula inicial do arquespório sofre divisão celular, formando uma célula parietal primária e uma célula arquesporial (esporogênica). A célula parietal primária e as células nucelares ao seu redor sofrem divisões, aumentando o número de camadas celulares entre a epiderme nucelar e a célula esporogênica, determinando uma posição mais aprofundada da célula esporogênica, sendo o rudimento seminal

denominado crassinucelado. Davis (1966) introduziu o termo pseudocrassinucelado para designar os rudimentos seminais tenuinucelados cuja epiderme se apresentava pluriestratificada.

Em geral, o esporângio está dividido em duas regiões: uma porção estéril vegetativa e uma célula ou um conjunto de células iniciais esporogênicas (porção reprodutora), envolvidas por uma epiderme nucelar. Recentemente, Herr (1995) discute mais detalhadamente a origem do rudimento seminal, em particular a natureza do nucelo, a origem do tegumento e a formação de um único esporo viável (ginósporo) nas plantas com sementes. Devido à natureza endospórica, a porção fértil dará origem aos esporos dessa geração, cuja célula viável formará o gametófito. Essa nova geração desenvolve-se dentro do rudimento seminal e, após a fecundação, origina o embrião e o endosperma, os quais também se desenvolvem dentro da semente em crescimento. Já o destino do restante do nucelo após a fecundação pode diferir de planta para planta. Em rudimentos seminais pequenos, o tecido nucelar pode ser completamente assimilado, enquanto na maioria dos rudimentos seminais de maiores dimensões este tecido é completa ou quase completamente consumido durante a formação do embrião e endosperma ou sofre um pronunciado desenvolvimento, formando um tecido de reserva persistente, o perisperma (ex.: Piperaceae, Nymphaeaceae e Zingiberaceae).

Tegumento

Os rudimentos seminais das angiospermas podem apresentar dois, um ou nenhum tegumento envolvendo o nucelo, e recebem as denominações bitegumentados, unitegumentados ou ategumentados, respectivamente. Em geral, o tegumento interno se desenvolve antes do tegumento externo, porém há casos de desenvolvimento simultâneo.

O tegumento interno tem origem no estrato dérmico, enquanto o tegumento externo se inicia na camada dérmica ou subdérmica do esporângio. O tipo de inicialização do tegumento externo é, geralmente, um caráter taxonômico de importância para a classificação de famílias.

Outra característica embriológica importante é o número de tegumentos do rudimento seminal. A condição bitegumentada é a mais comum e primitiva. A transição de uma estrutura bitegumentada para uma unitegumentada ocorre por mais de três rotas possíveis (Fig. 13.16): supressão de um ou de ambos os tegumentos, mediante retardo ou completa inibição do seu desenvolvimento; fusão dos primórdios tegumentares; e deslocamento tegumentar, ou seja, fusão das iniciais dos dois tegumentos e interrupção do crescimento do tegumento interno, formando uma estrutura bífida quando observada através de uma seção longitudinal transmediana.

A abertura formada pêlos tegumentos, acima do nucelo, denomina-se micrópila, podendo ser longa ou estreita e formada por um ou por ambos os tegumentos. Em geral, é através da micrópila que o tubo polínico encontra o ginófito para a realização do processo da fecundação.

Ginosporogênese (megasporogênese)

A ginosporogênese envolve diferentes etapas estruturais, as quais se encontram descritas nas Figuras 13.17 e 13.18.

Em cada rudimento seminal, uma ou mais células da camada subdérmica (iniciais subdérmica) entram diretamente em processo de diferenciação pré-meiótica, ou seja tornam-se células esporogênicas ou arquespóricas, apresentando citoplasma denso e núcleo proeminente. Entretanto, no caso de *Tabebuia pulcherrima,* apenas uma destas células diferencia-se em célula-mãe de ginósporos, sendo o processo de diferenciação das demais células arquespóricas desviado para a formação de células somáticas. O nucelo é bastante reduzido, consistindo nas células arquesporiais, nas células dérmicas que envolvem o arquespório e em algumas células subdérmicas adjacentes à base do esporângio.

Rapidamente, cada primórdio começa a desenvolver a curvatura anátropa, devido ao maior crescimento - por multiplicação celular - do lado funicular do rudimento seminal. Ao mesmo tempo, o tegumento é iniciado por divisões periclinais em células da camada dérmica em torno da base do esporângio. Simultaneamente, ou logo em seguida, células da camada subdérmica também se dividem periclinalmente, de modo que aquele grupo de células de origem dérmica é empurrado para a região micropilar do tegumento. Em estádios subseqüentes, os limites entre os tecidos de origem dérmica e subdérmica tornam-se obscuros. Enquanto as células da camada mais externa se multiplicam apenas por divisões anticlinais, divisões periclinais ou oblíquas nos estratos internos contribuem para aumentar a espessura do tegumento. Portanto, um único e maciço tegumento desenvolve-se em torno do nucelo, sendo suas células derivadas das camadas dérmica e subdérmica. As células da zona III do rudimento seminal não tomam parte na constituição do tegumento.

Sem dar origem a qualquer célula parietal, a célula arquespórica passa diretamente a funcionar como célula-mãe dos ginósporos (CMG). Esta se torna alongada, com núcleo bastante conspícuo, e sua parede proximal permanece em contato direto com as células calazais (Fig. 13.17 - F).

Geralmente no estádio meiótico as margens do tegumento se encontram no topo do nucelo. Tanto a epiderme nucelar quanto a superfície interna do tegumento são revestidas por uma ténue cutícula. Essa face interna do tegumento em contato com a epiderme nucelar diferencia-se em endotélio com células tangencialmente alongadas e alta densidade citoplasmática.

A célula-mãe dos ginósporos sofre meiose (Figs. 13.18 - A a C). As placas metafásicas são sempre perpendiculares ao eixo longitudinal do meiócito, e, após citocineses sucessivas, origina-se uma tétrade linear de ginósporos (Fig. 13.18 - D). Durante as anáfases I e II parece não haver sincronia de migração entre os cromossomos. As células da díade são do mesmo tamanho, e a celularização é acompanhada da deposição de calose sobre ambos os lados da parede transversal pectocelulósica. Geralmente não há sincronismo entre essas duas células nas etapas subseqüentes da meiose, e os eventos da segunda divisão meiótica se processam mais rápido na célula calazal. Após a meiose, a citocinese é mais uma vez acompanhada de deposição de calose sobre ambos os lados das novas paredes transversais.

O ginósporo micropilar geralmente é um pouco mais alongado do que os dois ginósporos intermediários, mas o ginósporo calazal é sempre o maior de todos (Fig. 13.18 – E). Também há formação de calose sobre as paredes laterais dos três ginósporos mais próximos à micrópila, bem como na parede distal do ginósporo micropilar. No calazal, a calose desenvolve-se somente na porção distai das paredes laterais. Apenas este ginósporo é funcional, aumentando gradualmente em volume, enquanto os ginósporos micropilares se degeneram (Figs. 18 - E e F)

Esse tipo de esporogênese é denominado monospórico, resultando em uma tétrade linear. Freqüentemente, a díade micropilar divide-se longitudinalmente, originando uma tétrade em T. Entretanto, pode haver casos de ausência de citocinese, o que leva à formação de cenócitos bi ou tetranucleados. Nessas condições, têm-se ginófitos de origem monospórica, bispórica e tetraspórica, conforme o padrão de meiose da célula-mãe dos ginósporos.

Ginogametogênese(megagametogênese)

O gametófito feminino desenvolve-se a partir do esporo (ginósporo) formado no tecido nucelar do rudimento seminal (Fig. 13.19). O ginósporo viável aumenta suas dimensões e, após divisões mitóticas, diferencia-se em um pequeno cenócito. Em geral, o gametófito feminino, após citocinese, apresenta um aparelho oosférico, uma célula central e antípodas.

O desenvolvimento do ginófito (Fgs. 13.19 e 13.20) é caracterizado por uma clara polaridade da região micropilar para a calazal. No lado micropilar encontram-se uma oosfera e duas sinérgides, enquanto na porção calazal se formam três antípodas. A maior porção é ocupada pela célula central com dois núcleos polares, que, após a fecundação, diferencia-se em endosperma. Esse gametófito feminino é do tipo monospórico mais comum, o *Po/ygonum,* sendo encontrado em aproximadamente 81% das angiospermas.

Sua formação pode ser exemplificada pelo ipê-amarelo (*Tabebuia pulcherrima*-Bignoniaceae). O núcleo da célula-mãe do saco embrionário ou ginófito sofre a primeira mitose acitocinética (sem separação das células-filhas), sendo a placa metafásica desta divisão sempre perpendicular ao eixo longitudinal. O vacuoma tende a se fragmentar e, tão logo ocorre a cariocinese, os núcleos começam a se afastar em direção aos pólos do ginófito, ao passo que um vacúolo central se desenvolve entre eles. Remanescentes dos ginósporos micropilares são esmagados junto à extremidade micropilar do ginófito (Fig. 13.19 - D). A epiderme nucelar gradualmente se desorganiza, persistindo apenas algumas de suas células em torno da base do ginófito, nos estádios subsequentes.

A expansão da região micropilar do ginófito ocorre tanto para os lados quanto para frente, invadindo a porção proximal do canal micropilar. Os remanescentes das paredes celulares da epiderme nucelar e do endotélio acumulam-se em torno do saco embrionário, formando um envoltório fortemente pectinizado. Nas regiões média e calazal do ginófito, o endotélio não é agredido, de forma que o estreito espaço entre este e a epiderme nucelar (desorganizada) é preservado e o ginófito, como um todo, torna-se claviforme. As células do endotélio em torno da porção estreitada do ginófito permanecem íntegras e com denso citoplasma, mesmo após a fecundação. Os núcleos do ginófito sofrem então, simultaneamente, a segunda mitose acitocinética (Figs. 13.19 – F e G).

A placa metafásica do núcleo calazal é sempre perpendicular ao eixo longitudinal do ginófito, enquanto no núcleo micropilar ela é oblíqua ou quase paralela ao eixo. Após a cariocinese, os dois núcleos calazais afastam-se um pouco, ao longo do eixo longitudinal do ginófito, havendo formação de vacúolos irregulares entre eles. Os dois núcleos micropilares, por sua vez, simplesmente sofrem um rearranjo, de modo a se alinharem aproximadamente ao eixo longitudinal. Ocorre então a terceira e última cariocinese nos quatro núcleos do ginófito *a* um só tempo, resultando um ginófito com oito núcleos e sete células, cujos processos de cariocinese e citocinese aparentam ser intimamente associados (Fig. 13.19 - H a J). O processo de celularização aparentemente é mais acelerado na extremidade calazal, pois, frequentemente, as paredes que separam as antípodas já são claramente observadas em ginófitos nos quais, no pólo micropilar, as paredes que separam as células do aparelho oosférico ainda não são visíveis.

A disposição das antípodas após a citocinese é muito variável, podendo tanto se orientar linearmente quanto num arranjo triangular. As jovens antípodas possuem citoplasma denso, o qual pode apresentar diminutos vacúolos. Invariavelmente, o núcleo polar calazal começa a se mover em direção ao centro do saco embrionário antes mesmo de a celularização das antípodas se completar. No aparelho oosférico recém-formado, as sinérgides e a oosfera organizam-se num arranjo triangular. Tais células herdam pequenos vacúolos já existentes na porção micropilar do saco embrionário antes da celularização. Embora o núcleo polar micropilar possa começar a se afastar do aparelho oosférico ainda durante a celularização, o mais comum é isso acontecer somente após a citocinese ter se completado.

Tão logo ocorre a celularização, a oosfera pode ser prontamente distinguida das sinérgides. Numa jovem oosfera o núcleo e a maior parte do citoplasma localizam-se no lado calazal, sendo o pólo micropilar ocupado por um ou mais vacúolos. Nas sinérgides, o posicionamento do núcleo é central, ligeiramente micropilar, e ambos os pólos contêm vacúolos, sendo o vacúolo calazal normalmente maior que o micropilar. Tanto a oosfera como as sinérgides têm formato de pêra, ou seja, mais largas na porção proximal, estreitando-se na porção distai e possuem denso citoplasma. Entretanto, a extremidade micropilar da oosfera não alcança a micrópila propriamente dita e sua porção calazal é um pouco saliente em relação às sinérgides, de tal maneira que o posicionamento da oosfera no ginófito é lateral e ligeiramente mais calazal que o das sinérgides.

Após a organização do aparelho oosférico, as sinérgides e a oosfera expandem-se consideravelmente, tornando-se alongadas e invadindo grande parte da porção micropilar da célula média. Tal crescimento é acompanhado de expansão vacuolar que, no caso das sinérgides, é mais acentuada no vacúolo calazal. Nestas, um aparelho filiforme desenvolve-se como um espessamento de parede na porção micropilar entre ambas as células e na região em contato direto com a extremidade interna da micrópila.

Na célula média, a densidade citoplasmática aumenta e numerosos amiloplastos são continuamente produzidos. Os núcleos polares expandem-se, seus nucléolos tomam-se proeminentes e, freqüentemente, apresentam vacúolos nucleolares, além de se posicionarem no centro do ginófito, bem próximos um do outro, não chegando, porém, a se fundirem. A fusão dos núcleos polares somente ocorre após o tubo polínico alcançar o ginófito.

As antípodas permanecem viáveis até a maturidade do ginófito, chegando a apresentar modesta expansão celular. De todas as células do ginófito, são as que apresentam maior densidade citoplasmática. No núcleo, o nucléolo torna-se bastante

conspícuo. Os primeiros sinais de picnose nuclear só aparecem bem próximo à fecundação.

Fecundação

A aproximação dos dois gametas do andrófito aos dois gametas do ginófito (oosfera e célula média) efetiva-se em cinco etapas: polinização, acoplamento, cópula, descarga dos gametas e singamia.

A polinização - primeira etapa da aproximação - consiste no transporte dos andrófitos (grãos de pólen) das anteras até o gineceu da flor. Esse processo envolve toda uma área de conhecimento denominada Biologia da Polinização, onde são estudados os tipos de agentes e suas adaptações relacionadas ao transporte do pólen das anteras até o estigma.

O acoplamento é a fase de aproximação dos gametófitos, desde o estigma, através do tecido transmissor do estilete, até o contato do tubo polínico com o aparelho filiforme das sinérgides. De modo geral, menciona-se sempre o deslocamento do tubo polínico ao encontro do ginófito. Entretanto, há casos especiais como nas Loranthaceae (ervas-de-passarinho) em que o ginófito também se desloca, de forma semelhante ao andrófito, facilitando o encontro dos gametófitos.

A cópula somente é visualizada naqueles tubos polínicos que entram em contato com o aparelho filiforme das sinérgides. Consiste na penetração de uma sinérgide, mediante o desenvolvimento de um tubo copulador. Este diferencia-se na extremidade do tubo polínico, na área de contato com o aparelho filiforme, o qual atravessa, podendo prolongar-se por distâncias variáveis no citoplasma da sinérgide, para então abrir-se e descarregar os gametas.

A descarga dos gametas ocorre após a liberação do conteúdo do tubo polínico no interior da sinérgide. Desaparecem, então, todos os compartimentos celulares da sinérgide penetrada. Todas as organelas de membrana simples ou dupla perdem seus limites e seu conteúdo se mistura com o citoplasma, que, por sua vez, é diluído com o conteúdo do vacúolo. E possível identificar os núcleos da sinérgide e do tubo (corpos X), sendo esse meio muito favorável ao deslocamento dos gametas que devem alcançar a oosfera e a célula média.

A singamia constitui a última etapa da fecundação e compreende a fusão de um gameta com a oosfera para formar o zigoto esporofítico (diplóide), enquanto o outro gameta fecunda a célula média para formar o endosperma (geralmente triplóide).

Endospermogênese

Após a fecundação, a célula média dá origem à geração xenofítica, geração auxiliar das angiospermas, que geralmente atua como um tecido de reserva responsável pela nutrição do embrião esporofítico. A fusão de um dos gametas com os núcleos polares estabelece o núcleo primário do endosperma e resulta num núcleo triplóide no gametófito do tipo *Po/ygonum,* de origem monospórica. Em outros casos, o núcleo resultante pode ser diplóide ou apresentar graus de ploidia maiores, dependendo da origem bispórica ou tetraspórica do gametófito.

Em Podostemaceae, o núcleo primário do endosperma não é formado e, em Trapaceae e Orchidaceae, a divisão deste núcleo é suprimida, ou apenas ocorrem poucas divisões seguidas pela degeneração dos núcleos-filhos, constituindo três casos de famílias vegetais sem formação de endosperma.

Em geral, durante a expansão do endosperma, o nucelo é consumido. Da mesma forma, os tegumentos são parcialmente, ou em certos casos, até mesmo totalmente absorvidos. Já o embrião, com freqüência, absorve completamente ou em grande parte o endosperma, caracterizando uma semente exalbuminada, comum nas dicotiledôneas. Em outras plantas, em especial as monocotiledôneas, as sementes são albuminadas, contendo grande quantidade de endosperma. Nas dicotiledôneas da ordem Caryophyllales, o endosperma interrompe seu desenvolvimento nos estádios iniciais, e um tecido nutritivo, denominado perisperma, forma-se por proliferação do nucelo. Como o endosperma, o perisperma pode persistir em sementes albuminosas ou ser consumido em sementes exalbuminosas.

Alguns caracteres embriológicos relacionados ao endosperma são de especial valia para a taxonomia, são eles: tipo de desenvolvimento (nuclear, celular ou helobial); orientação das primeiras paredes, quando do tipo celular; ausência ou presença de haustórios endospérmicos e seu modo de origem, quando presentes; e natureza das reservas contidas nas células endospérmicas, sua persistência ou gradual desaparecimento na semente madura.

Di Fulvio (1983) e Di Fulvio e Cocucci (1986) estabeleceram o sistema EODP (sigla formada com as iniciais de quatro palavras-chave: endospermogênese, orientação, destino e posição), conforme explicação a seguir:

E - Endospermogênese inicial, envolvendo ou não citocinese (nuclear ou celular).

O - Orientação da parede formada durante o primeiro ciclo mitótico (longitudinal ou transversal).

D - Destino dos dois núcleos ou das duas células resultantes da primeira divisão (ambos os núcleos ou ambas as células produzem tecido de reserva; somente um núcleo, ou apenas uma célula, lateral ou micropilar, produz tecido de reserva; o núcleo ou a outra célula restante forma um haustório; somente o núcleo ou a célula calazal produz tecido de reserva; o núcleo ou a célula micropilar forma um haustório).

P - Posição dos núcleos em relação ao vacúolo central ou à posição das paredes formadas durante o segundo ciclo mitótico, na célula (ou células) envolvida na produção do tecido de reserva (posição periférica dos núcleos em torno de um grande vacúolo central, paredes longitudinais, paredes transversais, parede longitudinal na célula micropilar e transversal na calazal, parede transversal na célula micropilar e longitudinal na calazal).

Com base nesses parâmetros, é possível estabelecer 19 grupos distribuídos em três categorias diferentes: dois megátipos, cinco tipos e 12 subtipos.

No endosperma nuclear, o núcleo primário e os núcleos-filhos sofrem divisões nucleares livres, sem formação de parede celular, pelo menos inicialmente. Neste caso, o endosperma cresce como um cenócito. As mitoses podem ocorrer de forma sincronizada ou não, formando uma grande célula com um vacúolo central. O citoplasma e os núcleos ficam mais concentrados nas duas extremidades da célula. Os núcleos calazais são, muitas vezes, maiores e mais

ativos do que os núcleos micropilares. Quando o endosperma nuclear atinge determinado tamanho, tem início a formação das paredes celulares de modo centrípeto. Alternativamente, a celularização (formação das paredes celulares) do endosperma pode se iniciar no pólo micropilar, estendendo-se ao pólo calazal, ou vice-versa. Em algumas espécies, principalmente se o cenócito inicial é de grande dimensão, a formação de paredes não é uniforme, tornando-se celular apenas a porção micropilar, enquanto a porção calazal permanece cenocítica (Cucurbitaceae). Já em outras espécies jamais são formadas paredes. O endosperma nuclear é o padrão de desenvolvimento mais comum, ocorrendo em 161 famílias de mono e dicotiledôneas. Como no tipo celular de endosperma, é freqüente a formação de projeções haustoriais para o interior dos tecidos vizinhos, facilitando a sua nutrição.

No desenvolvimento do endosperma celular, a célula central sofre cariocinese seguida de citocinese, formando-se as primeiras duas células do endosperma. Todas as divisões nucleares subseqüentes são acompanhadas de citocinese, e o endosperma é celular durante todo o seu desenvolvimento. Também esse tipo de endosperma tem uma tendência a formar haustórios que invadem os tecidos vizinhos em maior ou menor extensão. O endosperma celular ocorre em 70 famílias de dicotiledôneas, e em Araceae e Lemnaceae (monocotiledôneas).

Com base em um estudo de caso, pode-se ilustrar o desenvolvimento inicial do endosperma, indispensável para poder classificar as diferentes plantas quanto a esse caráter. A planta analisada é a erva-mate *(Ilex paraguaríensis),* na qual, após a fecundação do núcleo secundário da célula média por um dos gametas masculinos, tem origem o núcleo endospermogenético. Este, por divisão transversal, dá origem às duas primeiras células do endosperma. Nesta fase, a formação das paredes é facilmente identificada, pois há presença de fragmoplasto, ficando evidente também a placa equatorial. Após essa divisão, estabelece-se um endosperma inicial bicompartimentado, cuja parte superior, micropilar, apresenta-se com maior volume celular do que a parte inferior, calazal. A segunda divisão é transversal no compartimento da região micropilar e longitudinal no compartimento calazal. Este padrão de divisão celular permite classificar o endosperma da erva-mate como do megátipo celular, tipo isopolar, subtipo translongitudinal.

O endosperma helobial, anteriormente distinguido como uma categoria de endosperma, é considerado "intermediário ou de transição" entre a endospermogênese celular e a nuclear, tendo em vista a possibilidade de ocorrer duas combinações: formação de células e de núcleos livres. É um tipo raro de endosperma, encontrado em apenas 17 famílias, 14 delas monocotiledôneas.

Os haustórios endospérmicos eram classificados, segundo sua origem, em primários e secundários, sem o estabelecimento de limites precisos entre eles. Atualmente, são denominados haustórios primários os que se formam entre o primeiro e o quarto ciclo mitótico e haustórios secundários os que se originam *a posteriori Ao* tecido de reserva, seja ele nuclear ou celular.

Embora a superfície do endosperma usualmente seja lisa durante seu desenvolvimento e na maturidade, em algumas famílias ela pode apresentar-se altamente convoluta, com projeções que atingem o tecido nucelar residual ou a testa da semente. Essa conformação às vezes acarreta o aspecto rugoso e contorcido de sementes. Tal endosperma denomina-se ruminado e pode formar-se a partir de qualquer endosperma anteriormente descrito. Exemplos desse tipo de desenvolvimento são encontrados nas famílias Annonaceae, Aristolochiaceae e Rubiaceae, entre outras.

Embriogênese

O termo embriogênese (embriogenia) significa formação do embrião. O embrião, por sua vez, corresponde à fase inicial da ontogenia do esporófito, culminando com a germinação da semente. A embriogênese inicia-se a partir da fecundação, quando ocorre fusão de um dos gametas do tubo polínico com a oosfera, resultando numa célula diplóide (zigoto), que, após divisões mitóticas sucessivas, originará a nova geração esporofítica. Embora a fecundação em angiospermas usualmente se processe na flor, dependendo da espécie em questão, a embriogênese pode ter início durante a transição entre o final da antese e a iniciação do desenvolvimento do fruto, ou somente muitos dias (em alguns casos meses) após a iniciação do fruto.

Em angiospermas, o zigoto apresenta sua porção basal voltada para o canal micropilar e a porção apical projetada na direção da célula-média fecundada ou do endosperma em início de formação. Após a singamia, o zigoto normalmente passa por um período de latência, cuja duração varia conforme a espécie e, até certo ponto, pode ser influenciada pelas condições ambientais. O zigoto apresenta polaridade característica, com um vacúolo no pólo micropilar, enquanto no pólo calazal se concentram o núcleo e a maior parte do citoplasma (Fig. 13.22 - B). A formação de parede celular no pólo calazal do zigoto é uma das principais características morfológicas que o distingue da oosfera não-fecundada, pois, durante sua maturação, a oosfera não apresenta parede celular em seu pólo calazal; quando esta inicialmente está presente, é suprimida, de forma parcial ou total, à medida que a célula se diferencia, de modo a propiciar a plasmogamia. A primeira divisão da célula-média fecundada (ou apenas do seu núcleo, no caso da endospermogênese nuclear) usualmente precede a divisão do zigoto. Após a primeira mitose do zigoto (Fig. 13.22 - C), as duas células-filhas resultantes apresentam, em geral, tamanhos diferentes e uma herança de elementos citoplasmáticos distinta; portanto, a polaridade embriogênica é pré-definida no próprio zigoto.

Salvo em algumas exceções, como Balanophoraceae, a divisão do zigoto é quase sempre seguida da formação de uma parede transversal. Das duas células assim formadas, aquela que se encontra voltada para o endosperma é chamada de terminal, ou apical, e a outra, voltada para a micrópila, de basal (Fig. 13.22 - C). Em estádio subseqüente, a célula terminal pode dividir-se de forma transversal ou longitudinal (Fig. 13.22 - E). E comum a célula basal sofrer divisão transversal (Fig. 13.22 - D), mas em algumas espécies ela não se divide e torna-se hipertrofiada, formando uma estrutura vesicular. Na maioria das angiospermas, a regularidade da seqüência de divisões celulares após a divisão do zigoto é razoavelmente consistente, de modo que os padrões de divisão no desenvolvimento inicial do embrião, extensivamente investigados por Souèges e outros autores durante a primeira metade do século XX, constituíram as bases para o reconhecimento dos tipos embriogênicos descritos por Schnarf (1929) e Johansen (1950).

Ao contrário do que *se* observa no desenvolvimento do endosperma, a embriogênese é sempre *ab initio* celular, ou seja, uma fase cenocítica nunca ocorre nas angiospermas. Já nas gimnospermas, as primeiras divisões embriogênicas são quase sempre nucleares. As primeiras divisões celulares da embriogênese resultam na formação do proembrião, constituído por um aglomerado de células em sua extremidade apical, das quais derivam o todo ou a maior parte do embrião propriamente dito, e por um grupo de células basais, muitas vezes formando um filamento denominado suspensor (Fig. 13.22 - F a I). A fase proembriônica da embriogênese tem início, com a formação do proembrião bicelular,

resultante da divisão do zigoto (Fig. 13.22 – C). O sistema de classificação de tipos de embriogênese inicial fornecido por Schnarf e Johansen baseia-se não só nos planos de divisão celular durante a formação do proembrião, como também das células que contribuem para a formação do embrião e do suspensor. Os cinco principais tipos de embriogênese inicial neste sistema são: onagráceo, asteráceo, solanáceo, cariofiláceo e quenopodiáceo. Estes termos derivaram-se dos nomes das famílias às quais pertencem as espécies utilizadas como modelos para os respectivos tipos de embriogênese inicial.

Se a célula terminal do proembrião bicelular se divide longitudinalmente e a célula basal contribui apenas com uma pequena parte ou não contribui para o subseqüente desenvolvimento do embrião, a embriogenia é onagrácea (também conhecida como crucífera). Na embriogenia asterácea, a célula terminal também sofre uma divisão longitudinal, porém tanto a célula basal como a terminal contribuem para a formação do embrião. Nas embriogenias solanácea, cariofilácea e quenopodiácea, a célula terminal do proembrião bicelular sofre divisão transversal. No proembrião solanáceo, a célula basal usualmente forma um suspensor de duas ou mais células e contribui com apenas algumas células para a formação do embrião. No proembrião cariofiláceo, a célula basal não sofre divisão subseqüente (não contribui para a formação do embrião), e o suspensor, quando presente, é sempre derivado da célula terminal. Já no embrião quenopodiáceo, tanto a célula basal como *a* terminal contribuem para o desenvolvimento do embrião. Alguns outros tipos de embriogenia inicial foram propostos posteriormente, como peoniáceo e gramináceo (Batygina, 1999). A despeito das marcantes diferenças entre os embriões de mono e dicotiledôneas na semente madura, não há diferenças fundamentais na embriogênese inicial entre estes dois grupos.

Embora os padrões de segmentação na embriogênese inicial tenham justificado a discriminação destes diferentes tipos de proembrião, este sistema de classificação tem valor taxonômico limitado, pois plantas da mesma família, do mesmo gênero ou até da mesma espécie podem apresentar diferentes tipos de embriogenia inicial. Além disso, cada um dos seis principais tipos de embriogênese inicial foi novamente subdividido em determinado número de variações. Portanto, não existem padrões universais de segmentação, dentro de categorias taxonômicas, para a formação do proembrião.

O suspensor

Nas angiospermas, o suspensor varia amplamente em tamanho e morfologia, desde uma única célula até uma maciça coluna de várias centenas de células. O limite entre o suspensor e o embrião propriamente dito é nítido em algumas espécies, e difuso em outras. Como mencionado, na maioria dos casos o suspensor deriva-se totalmente da célula basal do proembrião bicelular. Muitas *vezes,* especialmente quando o suspensor é formado por apenas uma fileira de células, a célula da extremidade micropilar toma-se grandemente expandida e vacuolada. O desenvolvimento do suspensor em geral precede a diferenciação do embrião propriamente dito e, na maioria dos casos, o suspensor é funcional apenas durante a embriogênese inicial, degenerando-se em estádios mais avançados e estando ausente na semente madura. Apenas em algumas situações excepcionais, o proembrião é destituído de um suspensor.

Por muitos anos atribuiu-se ao suspensor uma única função passiva na embriogênese, qual seja a de manter o embrião numa posição fixa e profunda no endosperma. Não obstante, estudos ultra-estruturais, bioquímicos e fisiológicos recentes em muitas angiospermas têm indicado que o suspensor desempenha papel ativo na embriogênese inicial, promovendo o desenvolvimento contínuo do embrião (Yeung e Meinke, 1993). Em alguns casos *(Capsella, Stellaría* etc.), a presença de plasmodesmos em suas paredes celulares transversais e de paredes labirínticas em sua célula micropilar é indicativo de sua função como translocador de substâncias nutritivas dos tecidos circundantes (tegumentos) para o embrião em desenvolvimento. Há situações em que as células do suspensor sofrem endopoliploidização *(Phaseolus vulgarís, P. coccineus, Lens cu/inariseic.),* tornam-se multinucleadas *(Pisum sativum, Orobus angustifolius),* ou apresentam cromossomos politênicos *(Phaseolus coccineus]*. Tais características têm sido interpretadas como diferentes formas de aumentar o conteúdo de DNA nas células do suspensor, o que é consistente com o desempenho de atividades metabólicas especializadas. Em algumas espécies de Rubiaceae, o suspensor tem função haustorial, produzindo evaginações que penetram o endosperma e os tecidos maternos circundantes.

O embrião

Após uma série de divisões mitóticas (Fig. 13.22 – E a I), as células da extremidade terminal do proembrião originam uma massa esférica de células, que é reconhecida como o estádio globular da ontogenia do embrião (Fig. 13.22 -1). É bem no começo do estádio globular que se inicia o processo de diferenciação dos tecidos da nova geração esporofítica, pois as células da camada mais externa do embrião globular sofrem apenas (ou predominantemente) divisões anticlinais, ao passo que as células mais internas se dividem em vários planos, aumentando o volume do embrião. Estabelece-se, portanto, a protoderme, meristema parcialmente diferenciado responsável pela formação do sistema dérmico durante o crescimento primário do esporófito (Fig. 13.22 - H a I). Até então o embrião apresenta simetria axial.

Subseqüentemente, nas dicotiledôneas, o embrião globular adquire contorno ovalado (quando visto em seção transversal Fig. 13.22 - K), e os primórdios dos cotilédones começam a emergir como duas saliências laterais no lado oposto ao suspensor, em decorrência de divisões periclinais de células abaixo da protoderme (Fig. 13.22 - J), a qual se ajusta à expansão dos cotilédones por meio de divisões anticlinais. A emergência dos cotilédones confere aspecto cordiforme ao embrião propriamente dito, estádio reconhecido como de coração (Fig. 13.22 – L). Devido à emergência dos cotilédones, a simetria axial é perdida e o embrião passa a ter simetria bilateral, que será mantida até o fim do seu desenvolvimento. A transição da simetria axial para a bilateral marca também o final do estádio de proembrião e o início da organogênese. Em espécies cujas etapas da embriogênese foram investigadas de modo mais detalhado *(Capsella bursa-pastoris],* é no estádio de coração que, em geral, se inicia a diferenciação das células mais internas do corpo do embrião em relação às camadas celulares circundantes (Fig. 13.22 - J e L). As células mais internas tomam-se ligeiramente alongadas no plano longitudinal, apresentando maior densidade citoplasmática. Estabelece-se, portanto, o tecido provascular (procâmbio), meristema parcialmente diferenciado, responsável pela formação do sistema vascular do corpo primário do esporófito. E comum as camadas celulares entre a protoderme e o procâmbio começarem a sofrer vacuolação e expansão mais ou menos isodiamétrica, o que as distingue das células da protoderme e do procâmbio.

Estabelece-se assim o meristema fundamental, meristema parcialmente diferenciado responsável pela formação do sistema fundamental do corpo primário do esporófito.

Após o estádio de coração, o corpo do embrião abaixo dos cotilédones alonga-se, originando o eixo hipocótilo-radícula. Este estádio é reconhecido como de torpedo (Fig. 13.22 - M). Enquanto isso, os cotilédones continuam a se expandir. No estádio de torpedo, as células iniciais da coifa fixam-se entre o primórdio da radícula e o suspensor. Em muitos casos, as células iniciais da coifa e da radícula derivam-se parcialmente de células que descendem da hipófise, a qual, por sua vez, em geral descende da célula basal do proembrião bicelular. Células em ambas as extremidades (subapical e sub-basal) do eixo hipocótilo-radícula (Fig. 13.22 - N) permanecem indiferenciadas, tornando-se, em estádios posteriores, os meristemas apicais da raiz e do caule. Nos estádios subseqüentes, o tecido vascular pode diferenciar-se a partir do procâmbio. A emergência do epicótilo inicia-se, ou não, até o final do desenvolvimento da semente. Quando presente, o epicótilo pode apresentar alguns primórdios foliares, e a radícula freqüentemente contém vários primórdios de raízes laterais em seu periciclo. Antes de a semente alcançar a maturidade, o embrião normalmente passa por um período de acúmulo de substâncias de reserva e se torna quiescente, desidratando-se de forma parcial.

Em monocotiledôneas, apenas um cotilédone emerge no ápice do embrião. Em gimnospermas, o embrião pode apresentar dois cotilédones (algumas Cycadaceae, *Ginkgo, Sequoia sempervirens* - Gnetales), ou vários cotilédones *(Pinus, Abies, Cupressus, Sequoia gigantea)*. A passagem da simetria axial para a simetria bilateral na embriogênese de monocotiledôneas ocorre pela formação de uma invaginação lateral, no local onde, subseqüentemente, haverá diferenciação de um ápice vegetativo. Devido à sua natureza terminal, bem como à emergência de um ápice vegetativo lateral, o cotilédone de monocotiledôneas tem sido interpretado como um eixo abortado, sendo o ápice vegetativo de natureza adventícia (Buvat, 1989). Outros autores, no entanto, acreditam na existência de homologia serial entre o cotilédone de monocotiledôneas e uma das primeiras folhas verdadeiras do embrião de dicotiledôneas (Burger, 1998). Tal interpretação parece ser corroborada por estudos de ontogenia e anatomia comparada do embrião de Poaceae, no qual o escutelo, o coleoptilo e o epiblasto têm sido interpretados como uma estrutura integrada, homóloga à folha e também a algumas brácteas (Cocucci e Astegiano, 1978). Independentemente da divergência de opiniões sobre a natureza do cotilédone em monocotiledôneas, as evidentes diferenças quanto à origem e à posição cotiledonar no embrião têm sido utilizadas como argumentos não-favoráveis à existência de homologia entre os cotilédones de mono e dicotiledôneas.

Leitura Complementar

BATYGINA, T. B. Embryogenesis and morphogenesis of zygotic and somatic embryos. **Russian Journal of Plant Physiology,** v. 46, n. 6, p. 774-788, 1999.

BHANDARI, N.N. The microsporangium. In: JOHRI, B.M. (Ed.). **Embryology of angiosperms.** Berlin - Heidelberg: Springer-Verlag, 1984. p. 53-121.

BITTENCOURT JR, N. S. Ontogenia da antera e do rudimento seminal de *Tabebuia pulcherrima* Sandwith (Bignoniaceae). Rio Grande: UFRGS, 1995. (Dissertação M.S.).

BITTENCOURT JR., N. S. & MARIATH, J. E. A. 1997. Ontogenia dos estratos parietais da antera de *Tabebuia pulcherrima* Sandw. (Bignoniaceae}. **Acta Botânica Brasílica** 11:9-30.

BITTENCOURT JR., N. S. & MARIATH, J. E. A. 2002. Pollen development of *Tabebuia pulcherrima* Sandwith (Bignoniaceae) from meiosis to anthesis. **Boletim *de* Botânica da Universidade de São Paulo** 20: 17-29.

BITTENCOURT JR., N. S. & MARIATH, J. E. A. 2002. Ovule ontogeny of *Tabebuia pulcherrima* Sandwith (Bignoniaceae): megasporogenesis and integument develpment. **Revista Brasileira de Botânica** 25: 103-115.

BITTENCOURT JR., N. S. *&* MARIATH, J. E. A. 2002. Ovule ontogeny of *Tabebuia pulcherrima* Sandw. (Bignoniaceae): embryo sac development. **Revista Brasileira de Botânica** 25: 117-127.

BOUMAN, E The ovule. In: JOHRI, B.M. (Ed.). **Embryology of angiosperms.** Berlin - Heidelberg: Springer-Verlag, 1984. p. 123-157.

BURGER, W. C. The question of cotyledon homology in angiosperms. **The Botanical Review,** v. 64, p. 356-371, 1998.

BUVAT, R. **Ontogeny, cell differentiatíon, and structure of vascular plants.** Berlin: Springer-Verlag, 1989.

COCUCCI, A. E.; ASTEGIANO, M. E. Interpretacion dei embrion de Ias Poaceas. **Kurtziana,** v. 11, p. 41-54,1978.

COCUCCI, A.E.; MARIATH, J.E.A. Sexualidade das plantas. **Ciência Hoje,** v. 18, n. 106, p. 50-62, 1995.

COCUCCI, A.E. **El processo sexual en angiospermas.** Córdoba: Academia Nacional de Ciências. 1994.46 p.

COCUCCI, A.E.; HUNZIKER, A.T. **Los ciclos biológicos en el reino vegetal.** Córdoba: Academia Nacional de Ciências. 1994. 89 p.

DAVIS, G. L. **Systematic Embryology of the Angiosperms.** New York: John Wiley, 1966, 528 p. Di FULVIO, TE. Los «tipos» de endosperma y de haustorios endospérmicos. Su clasificación. **Kurtziana,** v. 16, p. 7-31, 1983.

ERDTMAN, G. 1952. **Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms.** Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1952. 539 p.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p. FURNESS, C. A.; RUDALL, R J. 1998. The tapetum and systematics in monocotyledons. **The Botanical Review** 64: 201-239.

GREYSON, R.I. **The development of flowers.** New York: Oxford University Press, 314 p. HERR, J.M. The origin of the ovule. Amer. J. Bot., v. 82, n. 4, p. 547-564, 1995.

JOHANSEN, D. A. **Plant embryology.** Walthman, MA: Chronica Botânica Co., 1950.

JOHRI, B.M.; AMBEGGAOKAR, K.B.; SRIVASTAVA, RS. **Comparative embryology of angiosperms.** Vol. 1. Berlin: Springer-Verlag, 1992. 614 p.

KNOX, R.B. The pollen grain. In: JOHRI, B.M. (ed.) **Embryology of angiosperms.** Berlin: Springer-Verlag, 1984. p. 197-271.

MARIATH, J.EA; COCUCCI, A. E. The ovule of *Relbunium hypocarpium* in the context of the Rubiaceae. **Kurtziana,** v. 25, p. 141-150, 1997.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy.** Menlo Park, California: Benjamin/Cummings Publishing Company, 1988. 560 p.

POZNER, R. 2001. Approach to the early sporangial development in angiosperms considering meiosis control and cellular differentiation. **Plant Systematics nd Evolution** 230: 25-42.

RAGHAVAN, V. **Molecular embryology of flowering plants.** Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 690 p.

RUTISHAUSER, A. **Introducción a Ia embriologia y biologia de Ia reproducción de Ias angiopermas.** Buenos Aires: Hemisfério Sur, 1969. 185 p.

SANTOS, R.R 1993. Androsporogênese/androgametogênese e desenvolvimento do androsporângio em *Ilex paraguariensis* St. Hil. (Aquifoliaceae). Monografia de Bacharelado, PPG Botânica, UFRGS SCHNARF, K. **Embriologie der angiospermen.** Berlin: Borntraeger, 1929.

WEBERLING, F **Morphology of flowers and inflorescences.** Cambridge: Cambridge University Press, 1929. 405 p.

YEUNG, E. C.; MEINKE, D. W. Embryogenesis in angiosperms: development of the suspensor. **The Plant Cell,** v. 5, p. 1371-1381, 1993.

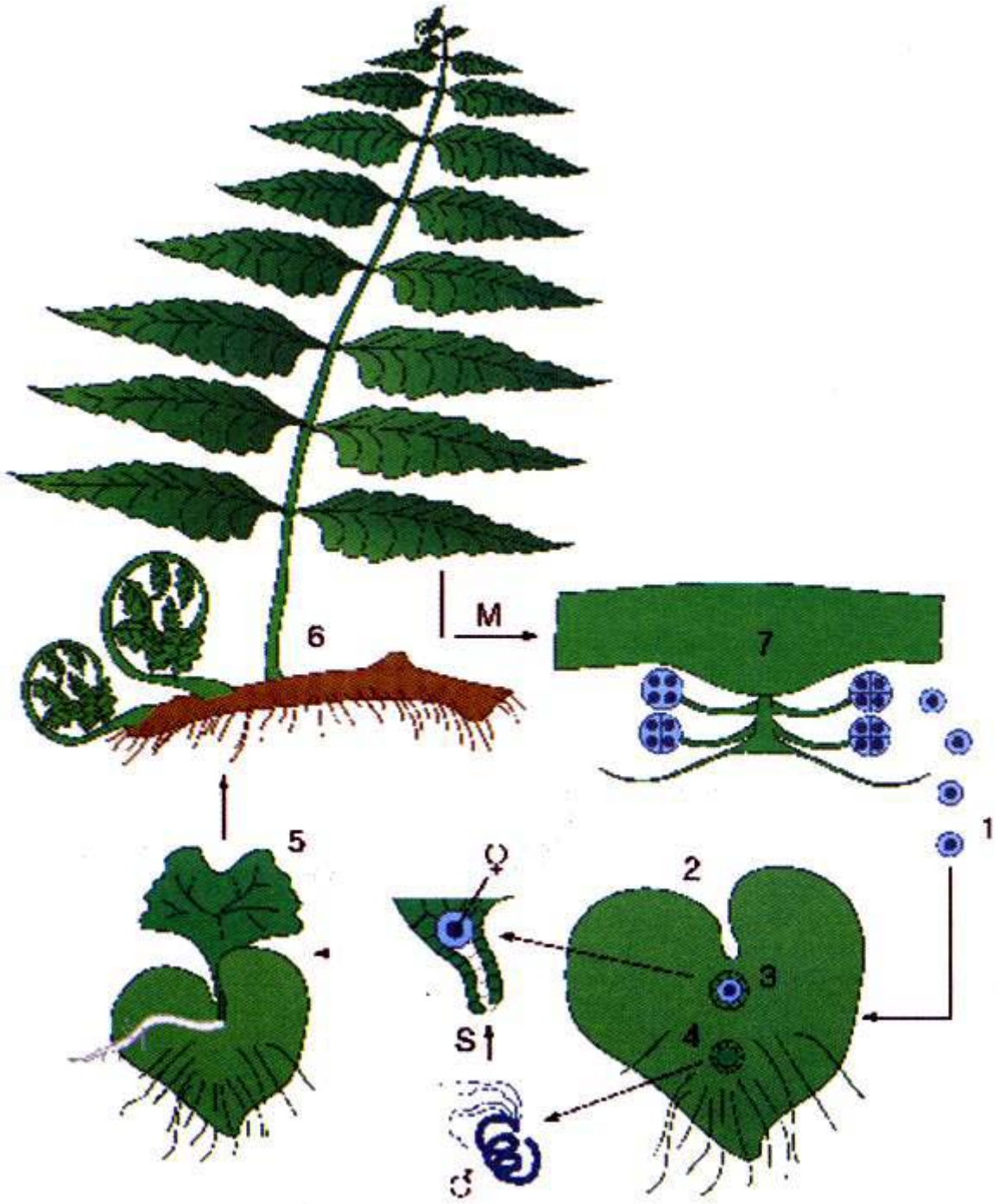


Figura 13.1 – Ciclo de vida de uma pteridófita isosporada. l - Esporo haplóide, produzido por meiose (M). 2 – Prótalo. 3 – Arquegônio. 4 – Anterídio. 5 – Novo esporófito, resultante da singamia (S) entre o gameta móvel masculino e o feminino, no interior do arquegônio. 6 – Esporófito maduro. 7 – Folha fértil com esporângio.

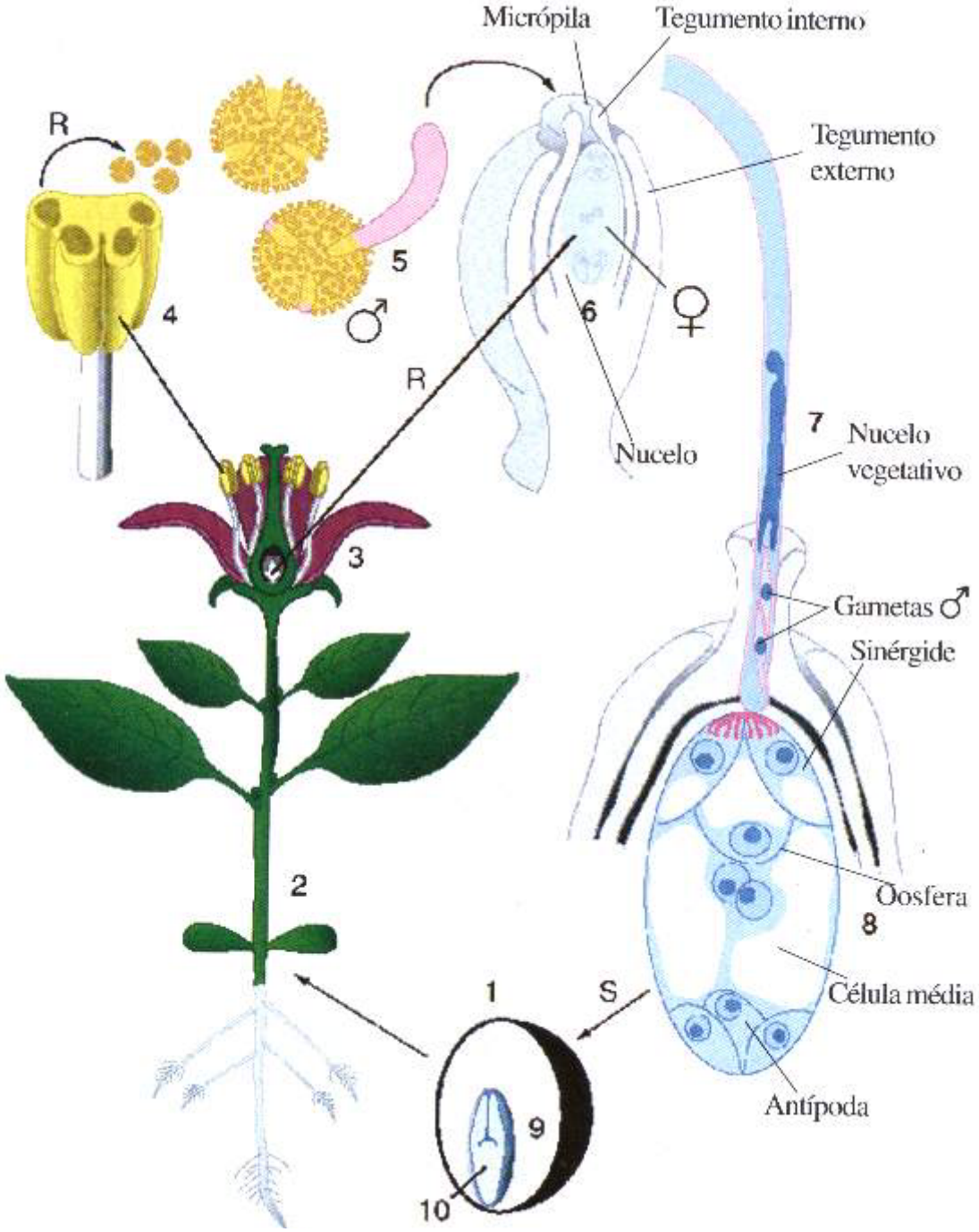


Figura 13.2 – Ciclo de vida de uma angiosperma. 1 – Semente. 2 – Esporófito maduro apresentando uma flor monóclina (3), contendo androsporângios reunidos em anteras (4), os quais formam, por divisão reducional (R), os androsporos, que originam os gametófitos masculinos (5) no interior da antera. 6 - Óvulo contendo o gametófito feminino (8). 7 – Tubo polínico alcançando o gametófito feminino. Os dois gametas no interior do tubo polínico se fusionarão com a oosfera e com a célula média (S), originando o endosperma triplóide (9) e o embrião zigótico diplóide (10), o qual origina um novo esporófito.

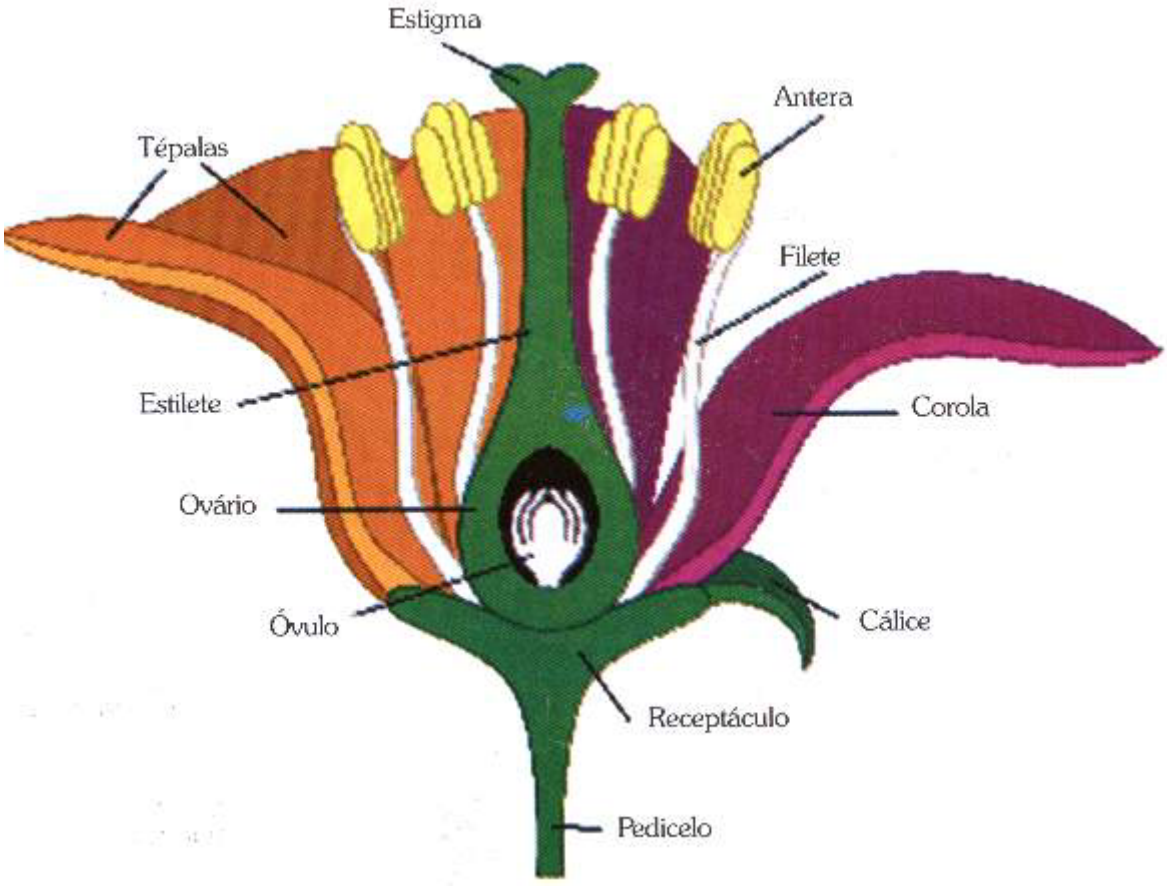


Figura 13.3 – Partes de uma flor hipotética. No lado esquerdo o perianto provido de tépalas e, no lado direito, de sépalas e pétalas.

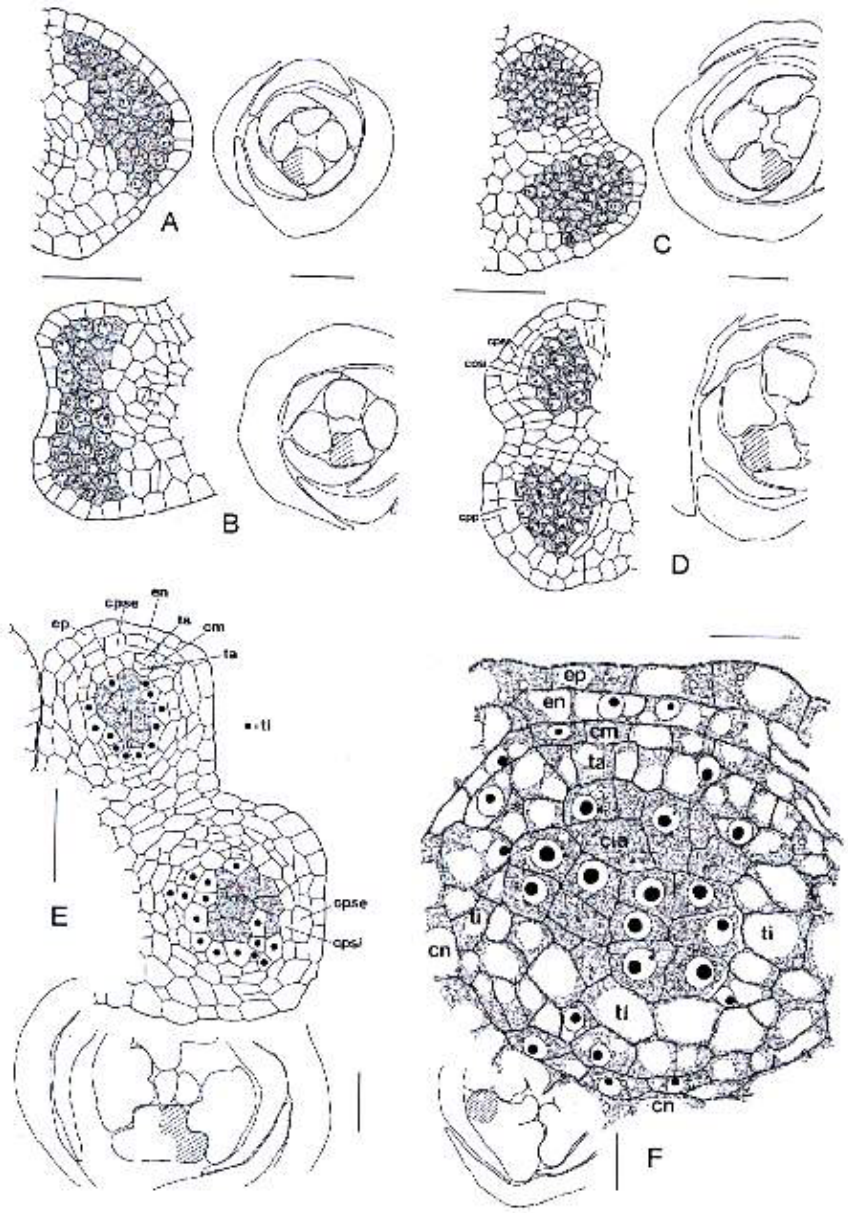


Figura 13.4 – Formação dos estratos parietais da antera de *Ilex paraguariensis* St. Hil. (Aquifoliaceae). A – Células meristemáticas do primórdio, recobertas pela protoderme. B – Dois lobos da teca, com duas regiões meristemáticas iniciais. C – Iniciais do esporângio de uma mesma teca separadas por septo parenquimático vacuolado. D – Células iniciais cobertas pela CPP no esporângio inferior e pelas CPSE e CPSI no esporângio superior. E – Tapete interno (pontos pretos) derivado das iniciais do esporângio (hachurado); no esporângio superior, no endotécio (en) e na camada média (cm), todos derivados da CPSE, o estrato interno funciona diretamente como tapete parietal (ta). O esporângio inferior apresenta apenas as CPSs. F – Esporângio com estratos parietais jovens, endotécio predominantemente uniestratificado, camada média uniestratificada e células arquesporiais (cia) circundadas pelo tapete parietal (ta) e interno (ti). Escalas: esquemas florais, *200* μm*;* detalhes dos esporângios, 50 μm, exceto na letra F; que representa 20 μm. cn = conectivo; cpp = camada parietal primária; cps = camada parietal secundária; cpsi = camada parietal secundária interna; cpse = camada parietal secundária externa.

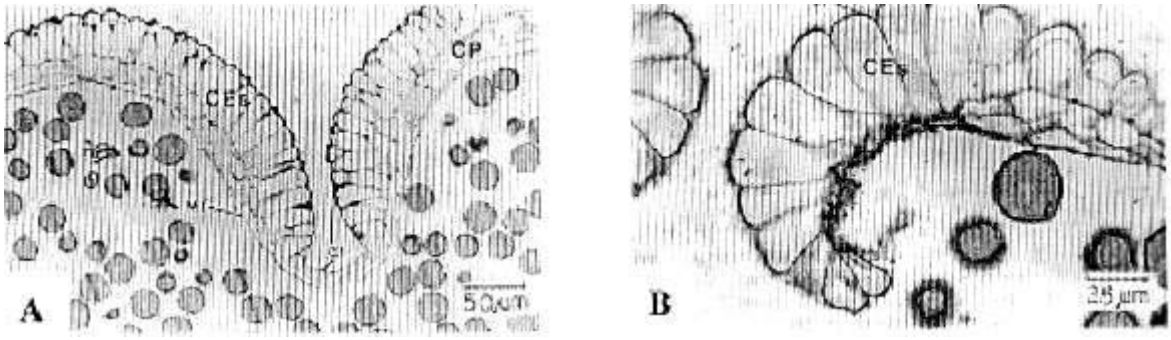


Figura 13.5 – Estômio e células estomiais de *Tabebuia pulcherrima* Sandwith. (Bignoniaceae). A – Estômio próximo à deiscência da antera. B – Estômio rompido. CEs = células estomiais; CP = camadas parietais; MT = membrana tapetai; Ct = cutícula.

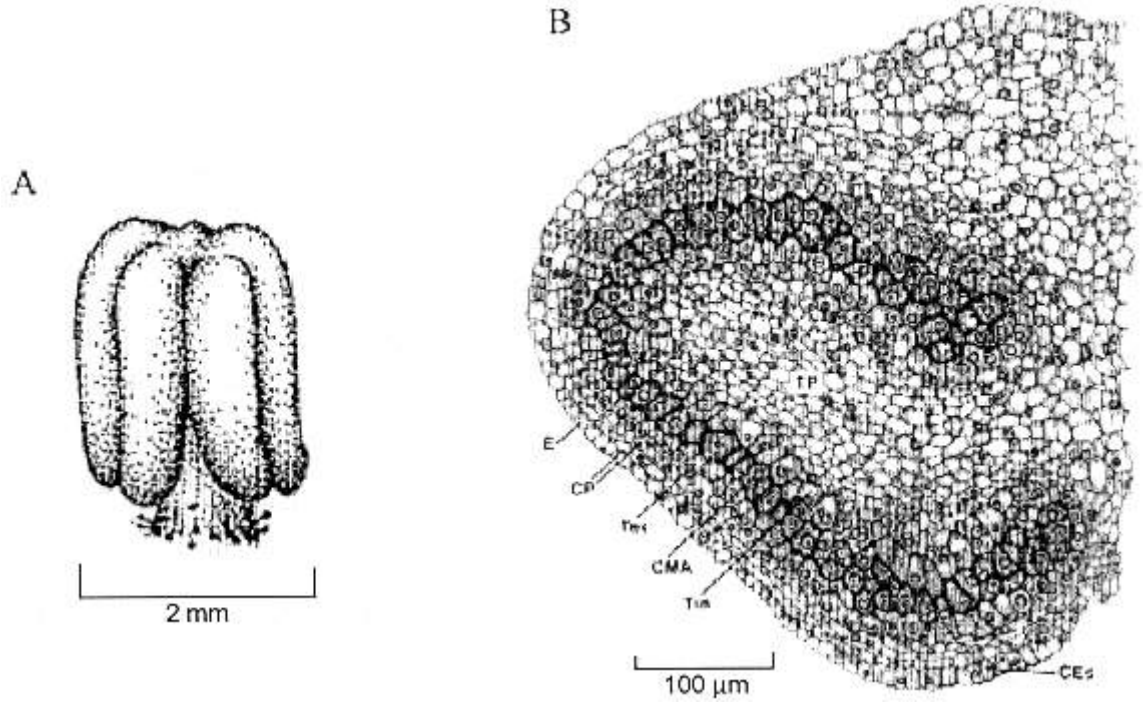


Figura 13.6 – Tapete de *Tabebuia pulcherrima.* A – Vista geral da antera. B – Seção transversal da antera com detalhe de uma das lojas da teca. CEs = células estomiais; CMA = células-mães dos andrósporos; CP = camadas parietais; E = Epiderme; Tex = tapete externo; Tin = tapete interno; TP = tecido placentóide.

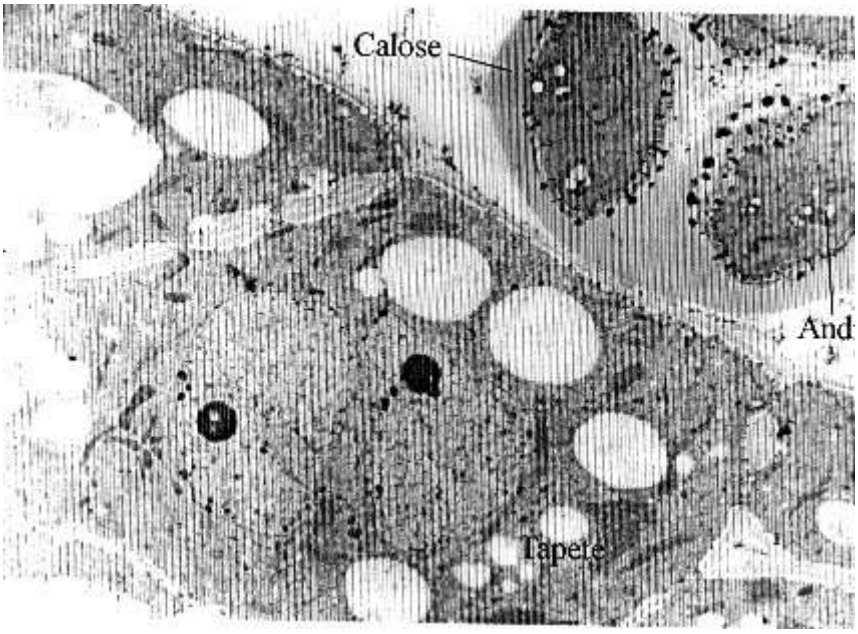


Figura 13.7 – Tapete secretor de *Ilex paraguariensis*. Orbículos com polimerização de esporopolenina, externamente à membrana plasmática. Andrósporos com probáculas em formação, através da primexina.

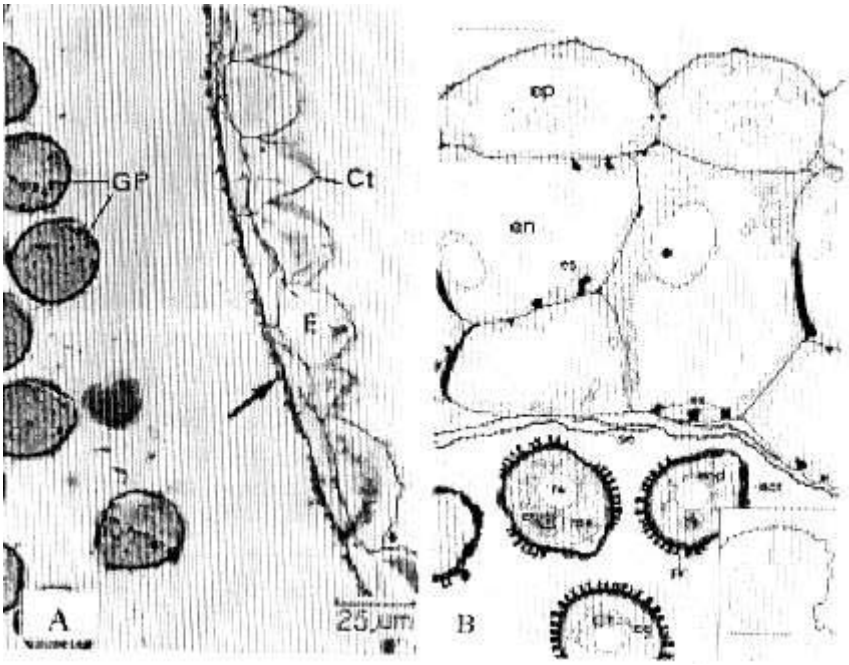
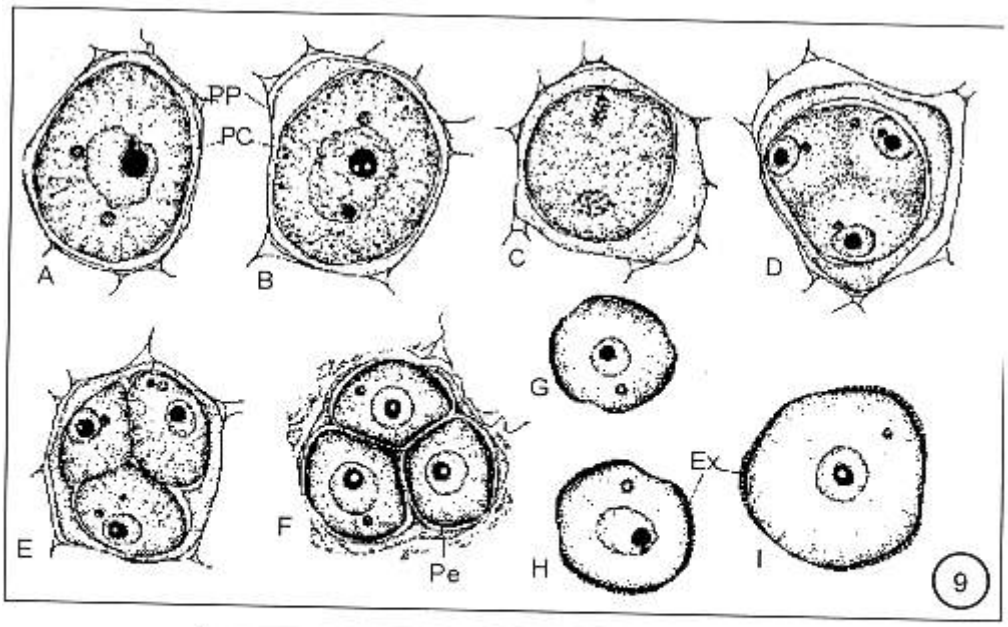
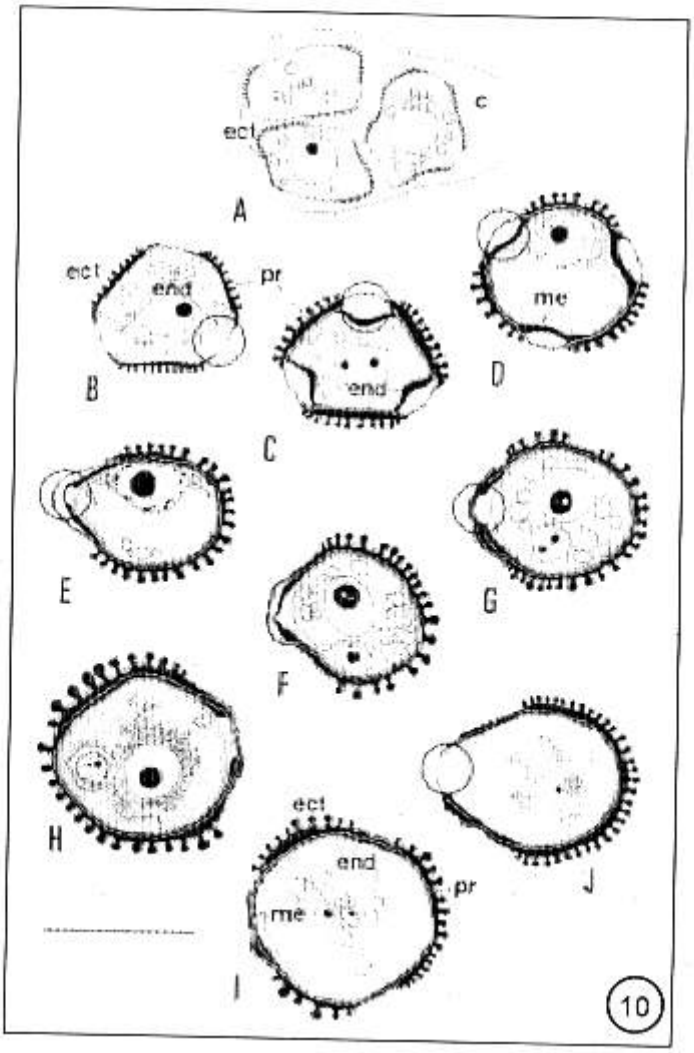


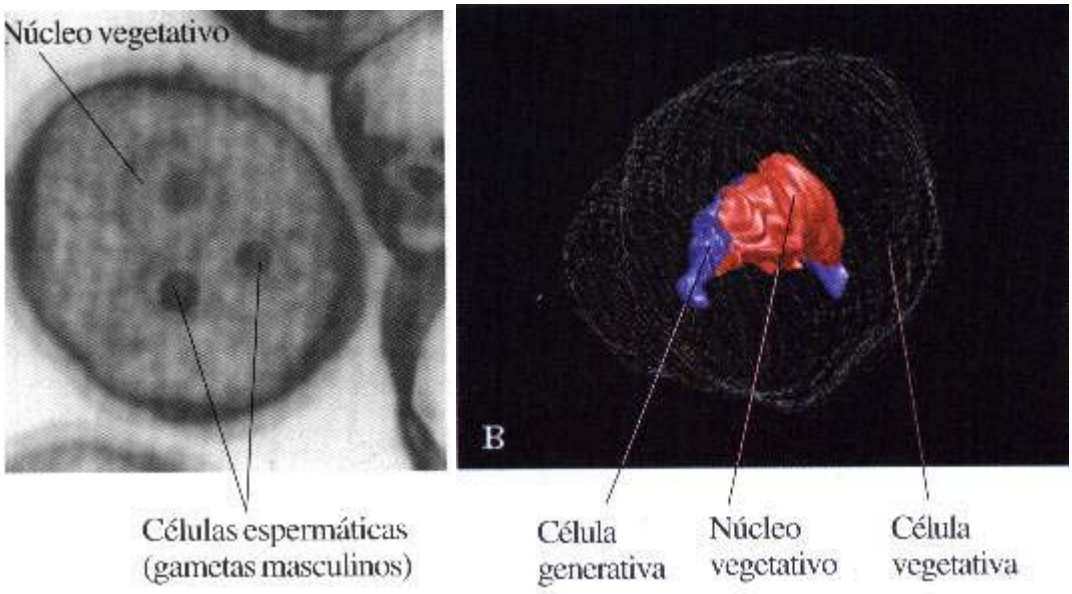
Figura 13.8 – Orbículos, membranas tapetai e peritapetal. A – Membrana tapetai de *Tabebuia pulcherrima*. B – Membranas tapetal e peritapetal de *Ilex paraguariensis* (escala superior = 20 µm, escala inferior = 200 µm). Ct = cutícula; cg = célula generativa; E = epiderme; ect = ectexina; En = endotécio; end = endexina; es = espessamento do endotécio; GP = grão de pólen; nv = núcleo vegetativo; me = medina; pr = primexina; se = saco de esporopolenina, membrana tapetai e peritapetal.

Figura 13.9 – Androsporogênese em *Tabebuia pulcherrima.* A – Célula-mãe de andrósporo. B – Prófase. C – Metáfase II. D - Telófase II. E – Citocinese. F – Tétrade após formação da primexina. G – Desintegração da calose. H a I – Expansão dos andrósporos livres. Ex = Exina; PC = parede de calose; Pe = primexina; PP = parede pectocelulósica.

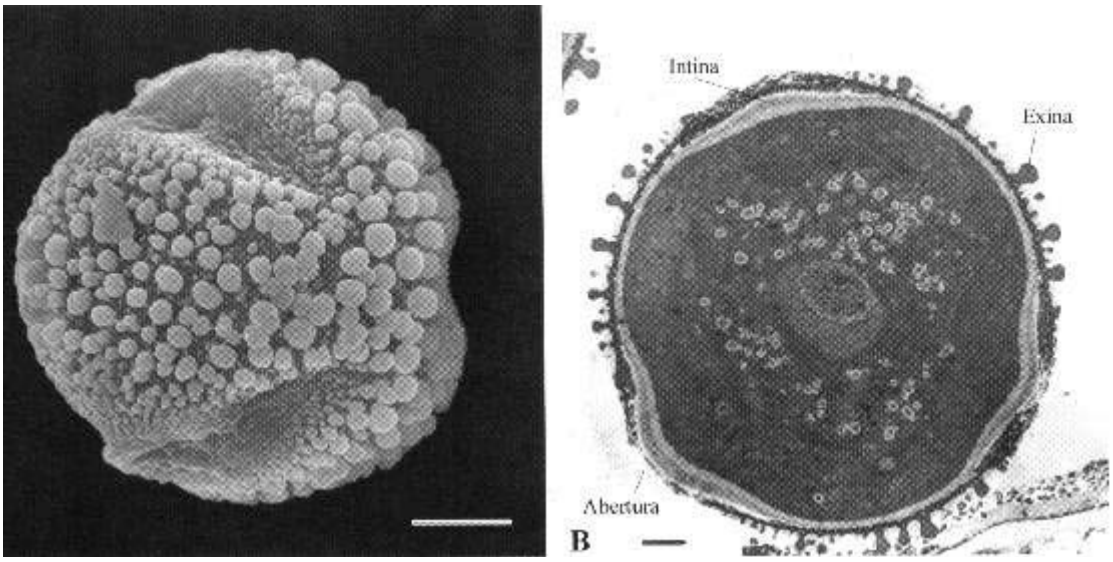
Figura 13.10 – Ontogenia da esporoderme e transformações durante o final da esporogênese e gametogênese. As circunferências destacam a região equatorial dos poros. A – Tétrade de andrósporos. B - Andrósporo jovem. C – Andrósporo com endexina (end) já completamente formada sob a ectexina (ect). D - Andrósporo vacuolado. E – Prófase do andrósporo. F – Célula generativa junto à esporoderme. G – Envolvimento da célula generativa. H – Célula generativa no interior da célula vegetativa e cordão citoplasmático. I – Gametófito com unidade generativa masculina. J – Unidade germinativa masculina seccionada transversalmente, me = medina; pr = primexina. Escala: 20 μm.


PP
PC
A
B
C
D
E
F
Pe
G
H
Ex
I
9


ect
c
A
ect
end
pr
B
C
end
me
D
E
F
G
H
ect
end
pr
me
I
J
10



Fioura 13 11 – A – Andrófito ou grão de pólen tricelular em *Reibunium hypocarpium* (Rubiaceae). B – Reconstrução tridimensional da Unidade Germinativa Masculina (male germ unit) em *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae), mostrando a célula generativa associada com o núcleo vegetativo.



Fiqura 13 12 – A – Grão de pólen acetolizado de *Ilex paraguariensis* visto sob microscópio eletrônico de varredura. Barra = 5 μm. B – Eletromicrografia de transmissão de grão de pólen de *Ilex* paraguariensis mostrando os estratos da esporoderme e as aberturas. Barra = *2* μm.

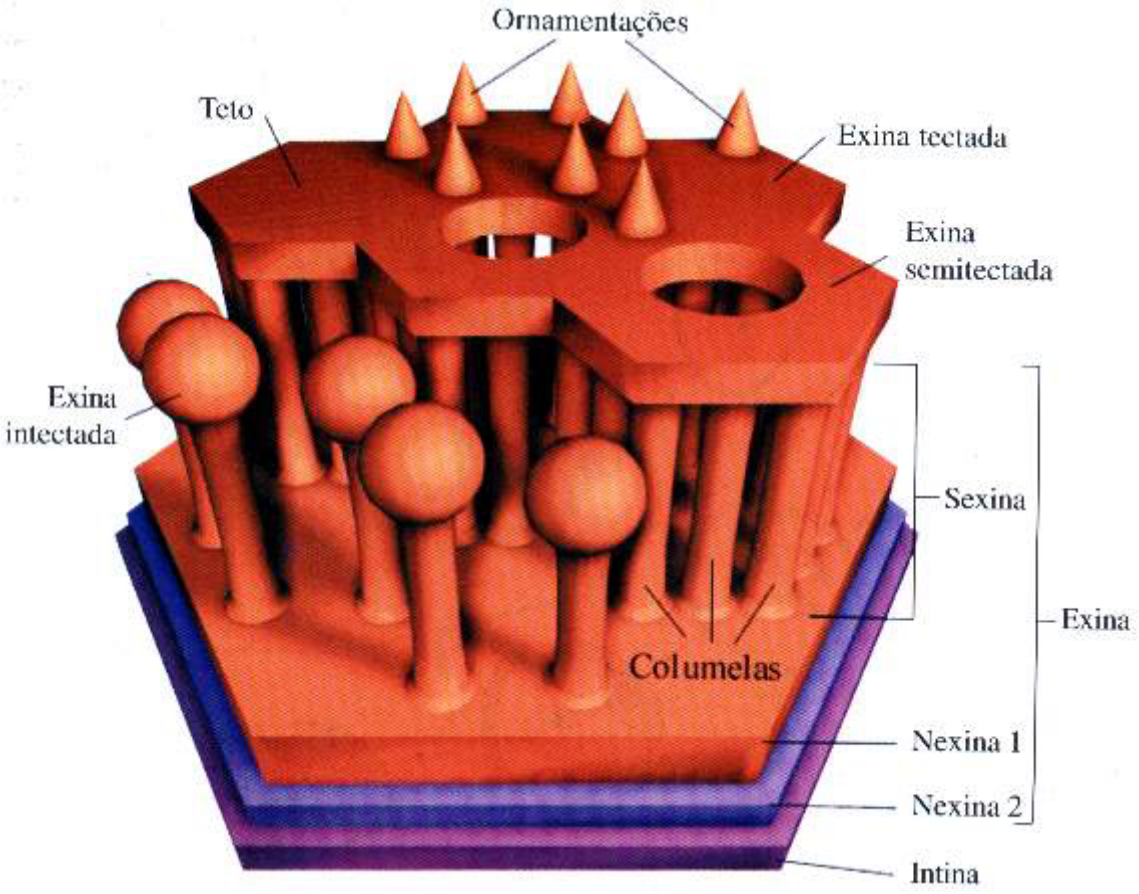


Figura 13.13 – Esquema de algumas variações encontradas na estrutura da esporoderme nas angiospermas.

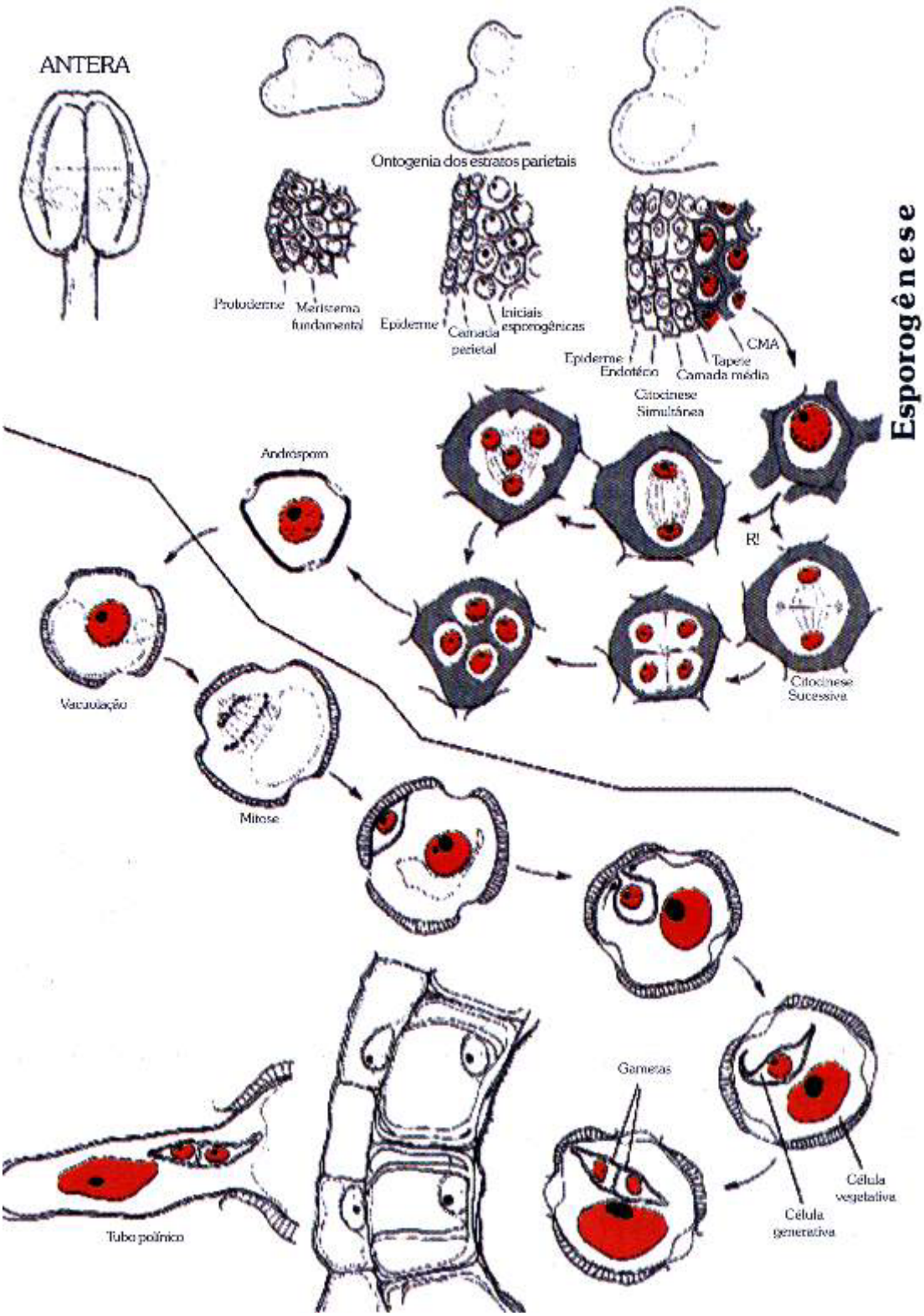


Figura 13.14 – Resumo da androsporogênese e androgametogênese nas angiospermas. CMA = célula-mãe de androsporo.

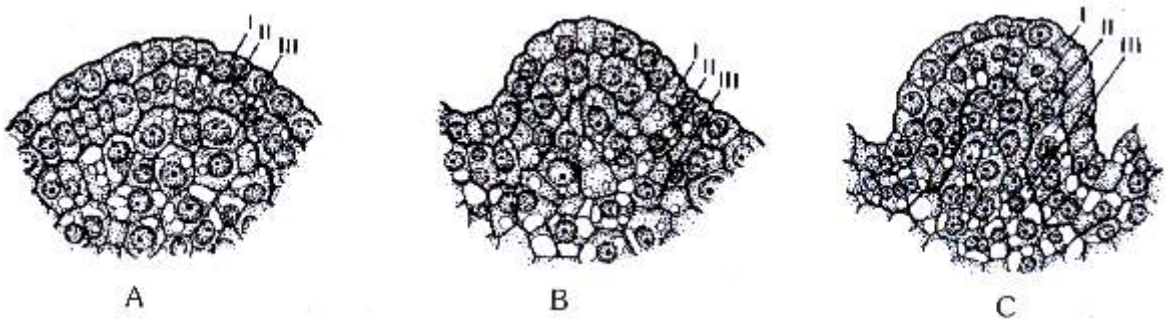


Figura 13.15 – Início da formação do óvulo (primórdio seminal) a partir da placenta. Os limites entre as zonas I (camada dérmica), II (camada subdérmica) e III são salientados por um traço mais espesso.

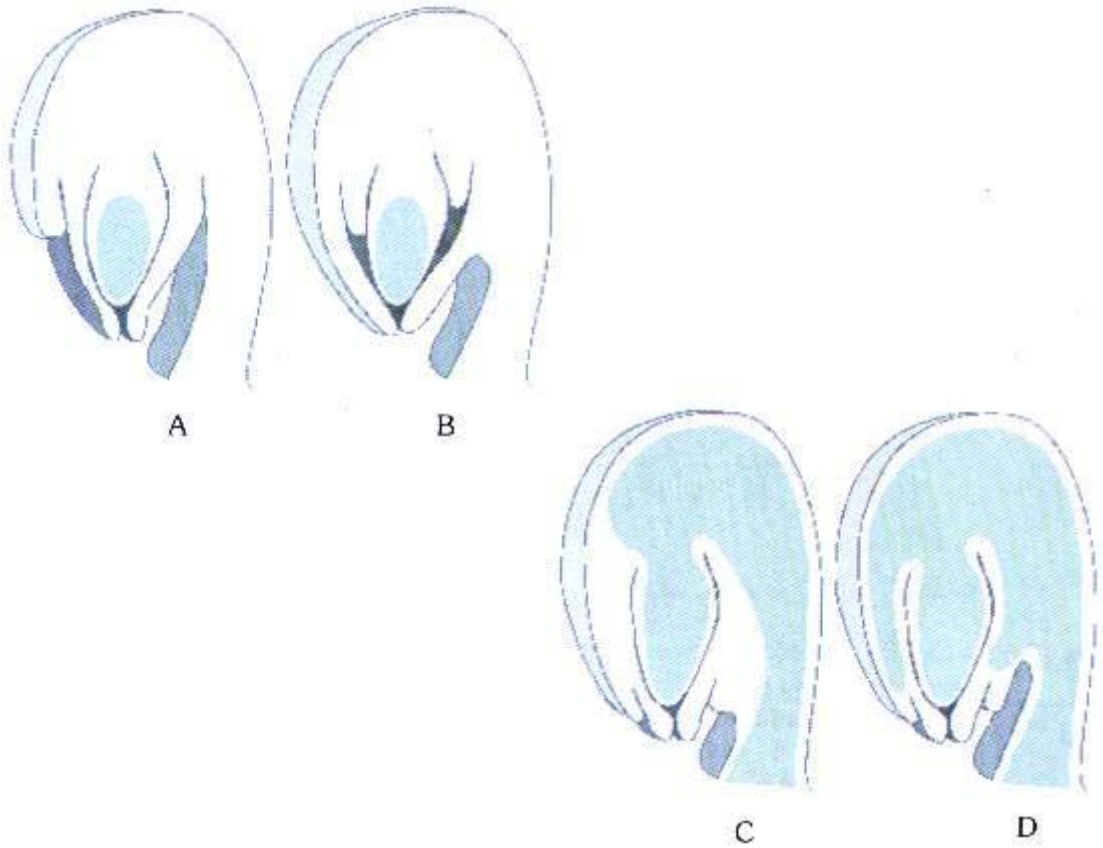


Figura 13.16 – Diferentes processos de transformação da condição bitegumentada para unitegumentada do óvulo. A - Redução do tegumento externo. B – Redução do tegumento interno. C – Fusão tegumentar, D – Deslocamento tegumentar.

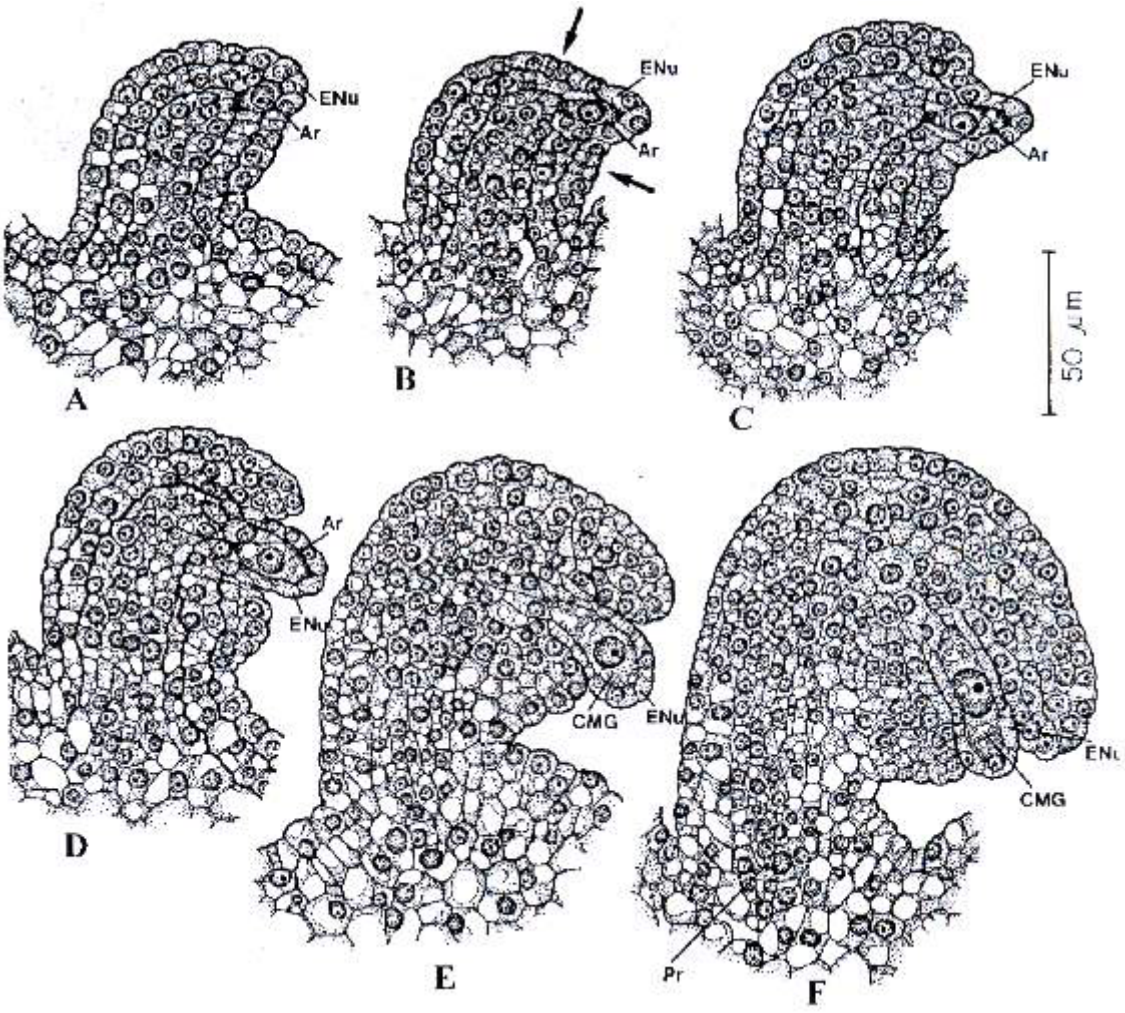


Figura 13.17 – Ontogenia do óvulo. A – Arquespório. B – Primeiras divisões da camada dérmica para formação do tegumento. C – Protrusão do tegumento. D – Participação de células subdérmicas na constituição do tegumento. E, F – Crescimento do tegumento recobrindo o nucelo, diferenciação da célula-mãe de ginósporos. Ar = arquespório; CMG = célula-mãe de ginósporo; ENu = epiderme nucelar; Pr = procâmbio.

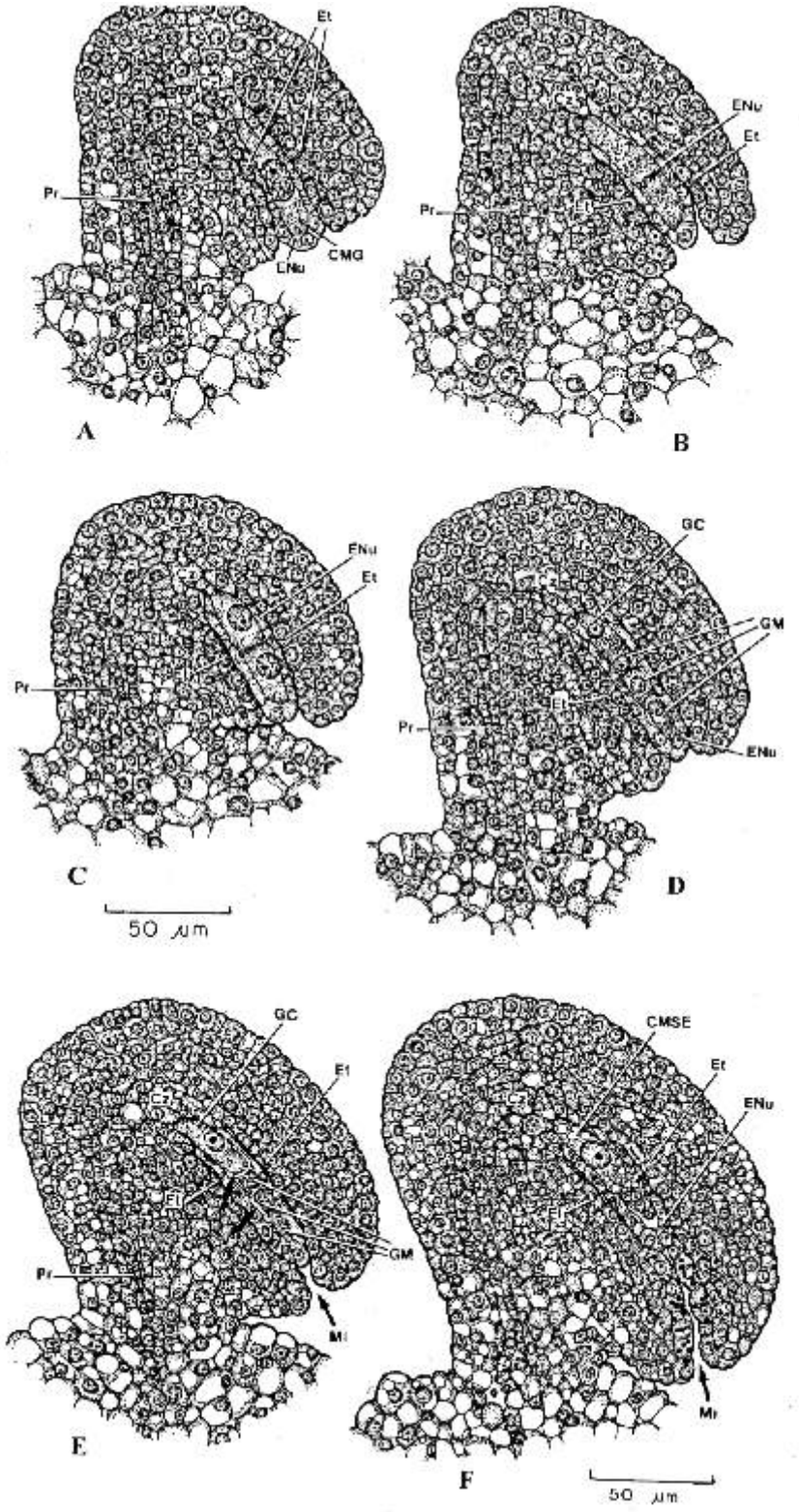


Figura 13.18 - Ginosporogênese. A – Prófase II. B – Metáfase I. C – Díade. D – Tétrade de ginósporos. E – Deposição de calose, ginósporo calazal se diferencia. F – Degeneração dos ginósporos micropilares. CMG = célula-mãe de ginósporo; CMSE = célula-mãe de saco embrionário; ENu = epiderme nucelar; Et = endotélio; GC = ginósporo calazal; GM = ginósporos micropilares; Mi = micrópila; Pr = procâmbio.

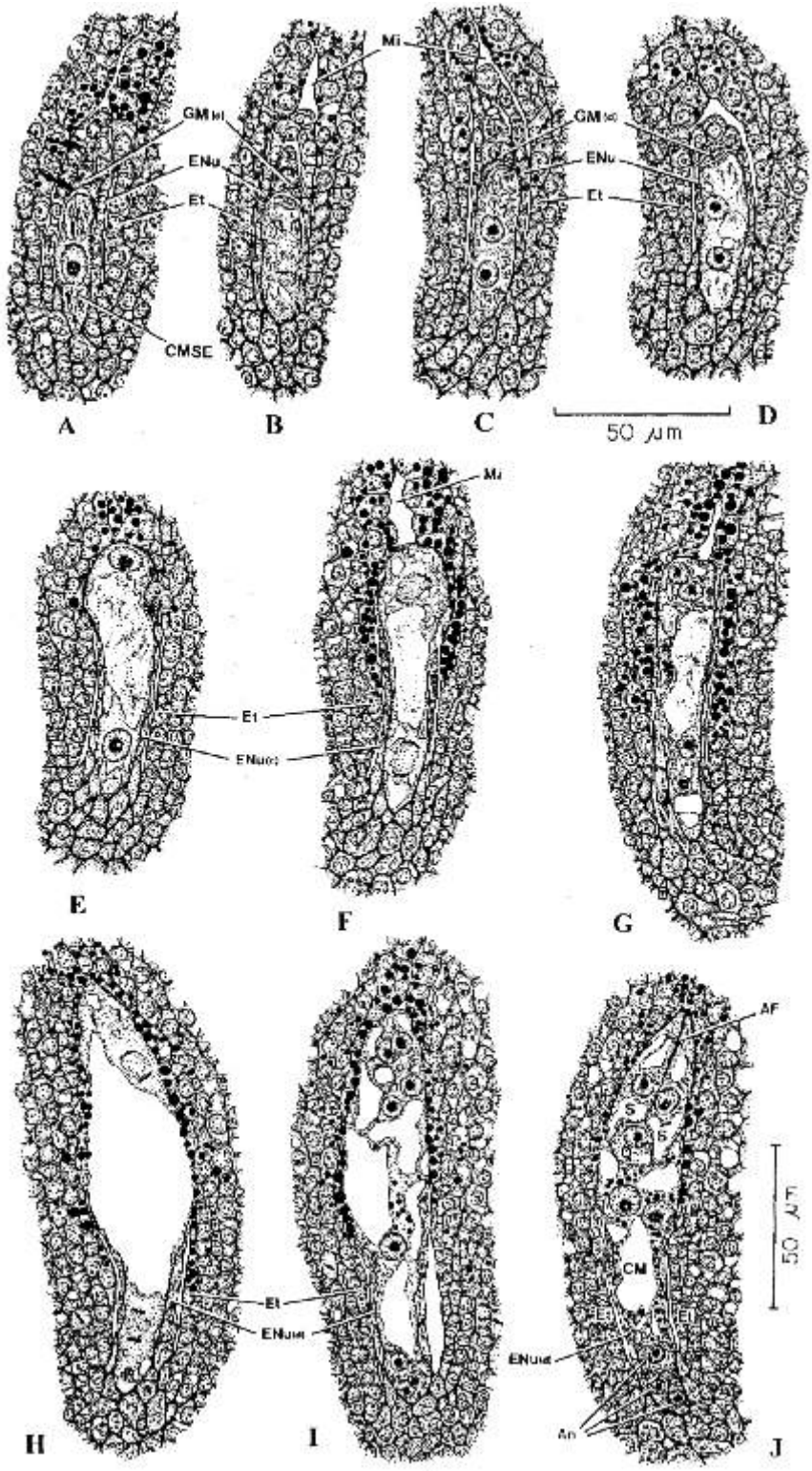


Figura 13.19 – Ginogametogênese. A. Célula-mãe de ginófito (célula-mãe de saco embrionário). B – Primeira mitose acitocinética; C, D e E – Ginófito binucleado. F – Segunda mitose acitocinética. G – Ginófito tetranucleado. H – Terceira mitose acitocinética. l – Ginófito octanucleado. J – Ginófito maduro celularizado, octanucleado e heptacelular. AF = aparelho filiforme; An = antípodas; CM = célula média binucleada; CMSE = célula-mãe de saco embrionário; ENu = epiderme nucelar; Et = endotélio; GM = ginósporos micropilares; Mi = micrópila; O = oosfera; S = sinérgides.

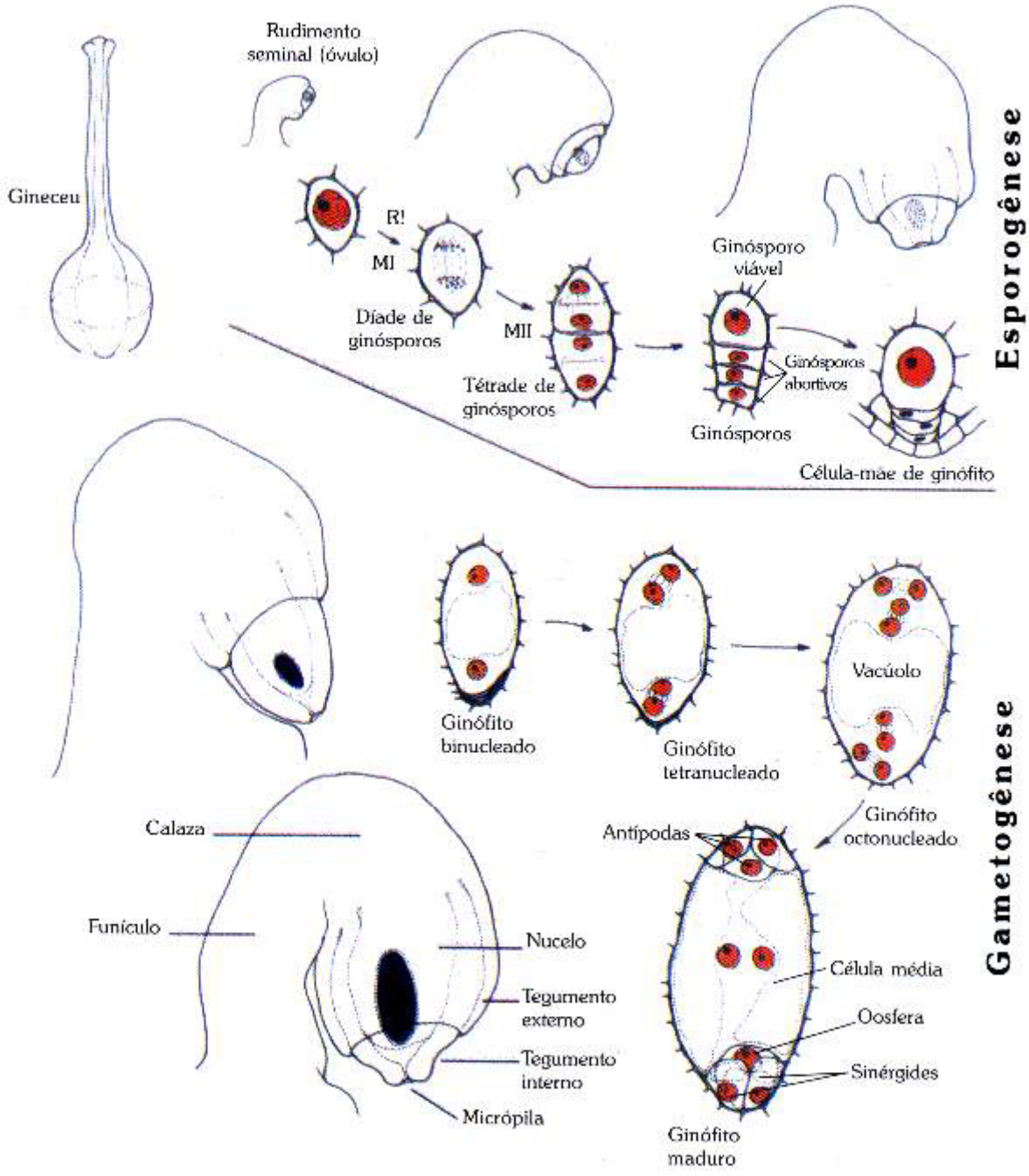


Figura 13.20 – Resumo da ginosporogênese e ginogametogênese nas angiospermas.

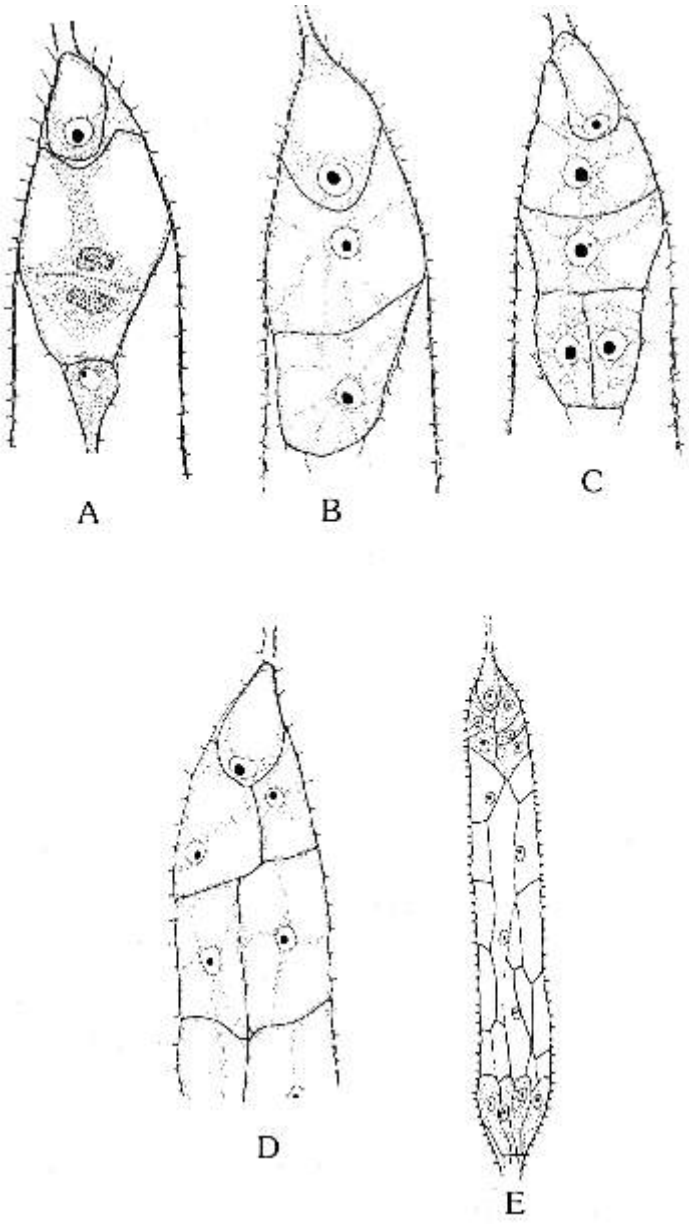


Figura 13.21 – Endospermogênese celular, do tipo isopolar, subtipo translongitudinal de *Ilex paraguariensis* A. St. Hil. – Aquifoliaceae – Erva-Mate. A – Primeira divisão (cariocinese). B – Endosperma bicelular (citocinese). C – Endosperma com quatro células. D – Endosperma com várias células. E – Endosperma com três zonas de tipos celulares (micropilar, mediana e calazal).

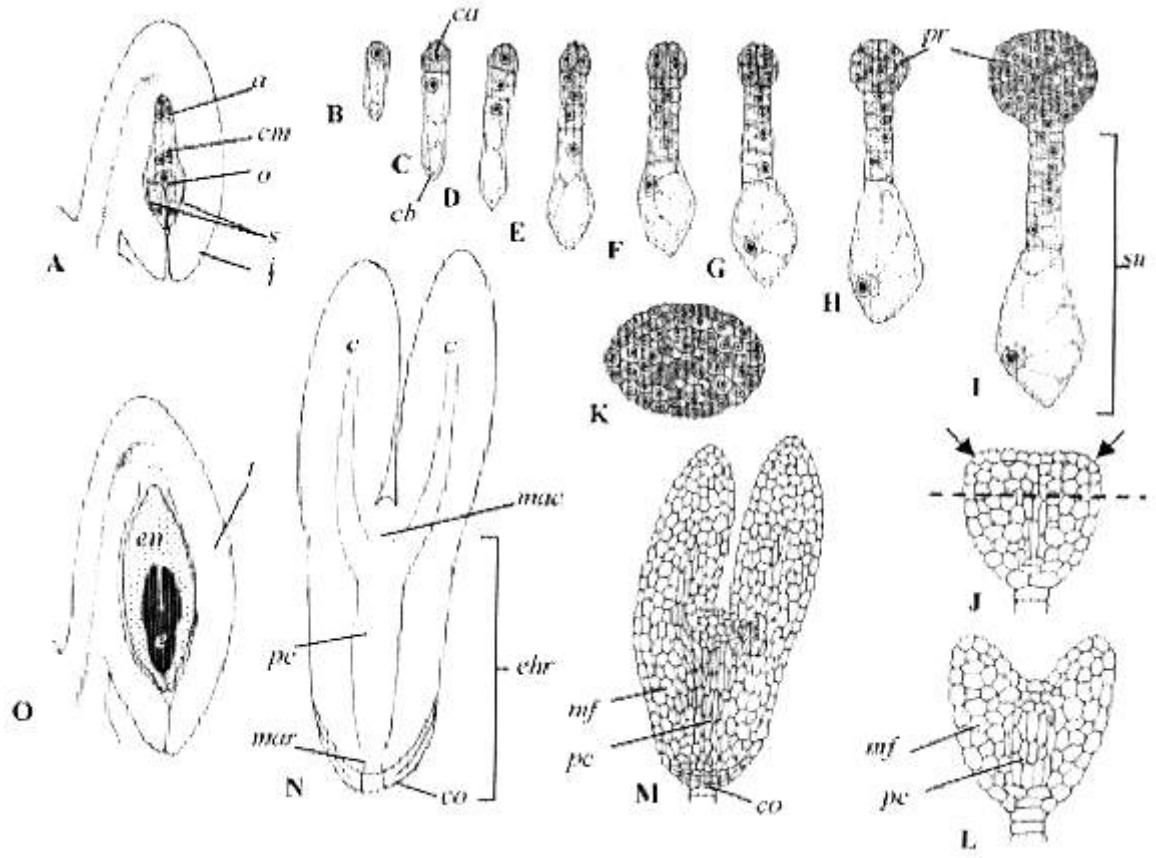


Figura 13.22 – Desenvolvimento embrionário em uma dicotiledônea representativa. A – Seção longitudinal de um óvulo contendo saco embrionário maduro (a = antípodas; cm = célula média; o-oosfera; si-sinergides; t-tegumento). B-I – Etapas da embriogênese inicial (seções longitudinais). B – Zigoto. C – Proembrião bicelular (ca-célula apical; cb-célula basal). D – Proembrião após primeira divisão celular (a partir da célula basal) para formação do suspensor. E – Proembrião após divisão longitudinal da célula apical. F – Proembrião no estádio de quadrante. G – Proembrião no estádio de octante. H – Proembrião em estádio globular inicial (pr-protoderme). I – Proembrião em estádio globular tardio (su-suspensor). J, L-N – Seções longitudinais do embrião propriamente dito em sucessivos estádios de desenvolvimento. Em J, L e M os protopastos foram omitidos de modo a ressaltar o formato das células. J – Embrião em fase de transição da simetria axial para bilateral e início da emergência dos cotilédones (setas). K – Seção transversal do embrião no mesmo estádio de desenvolvimento mostrado em J. A linha tracejada em J indica o nível no qual a seção foi realizada. L – Embrião no estádio de coração (mf-meristema fundamental; pc-procâmbio). M – Embrião em estádio de torpedo inicial (co-coifa). N – Embrião no estádio de torpedo tardio (c = cotilédones; ehr = eixo hipocótilo-radicular; mac = meristema apical do caule; mar = meristema apical da radícula). Seção longitudinal de uma semente em desenvolvimento, contendo embrião no estádio de torpedo (e-embrião: en-endosperma).

Capítulo 14

Fruto

Luiz Antonio de Saouza[1]
Ismar Sebastião Moscheta[1]
Káthia Socorro Mathias Mourão[1]

As angiospermas apresentam grande variação na natureza e na origem de seus frutos. Há frutos carnosos e secos quando maduros, que provêm somente do ovário da flor (Fig. 14.1 – A a G), e outros que envolvem na sua formação partes florais, como o receptáculo, sépalas, pétalas, estames, pedúnculo e eixo da inflorescência. Mesmo diante dessa complexidade e da grande diversidade de frutos, adota-se, neste texto, o termo fruto como o resultado do desenvolvimento ou amadurecimento do ovário.

O fruto compõe-se de duas partes: pericarpo e semente. Entretanto, esta separação didática não ocorre na natureza, uma vez que existe entre eles uma relação de dependência fisiológica, estrutural e ecológica. Alguns frutos mantêm no seu interior a umidade necessária para o desenvolvimento da semente, liberando água dos pêlos da superfície interna do pericarpo. Outros frutos desenvolvem internamente no pericarpo tecido parenquimático, semelhante a uma almofada, que protege a semente que se desenvolve muito cedo na cavidade do fruto. Outros, ainda, desenvolvem no pericarpo uma ala que auxilia na disseminação da semente pelo vento.

Os frutos, com base em sua origem e na natureza do gineceu, classificam-se em vários tipos:

• Múltiplos - Originados de inflorescência. Exemplo: abacaxi (Ananás comosus (L.) Merrs.).

• Agregados - Provenientes de uma única flor com gineceu apocárpico ou pluridialicarpelar. Exemplo: morango *(Pragana uesca* L.)

• Esquizocarpos - Oriundos somente do ovário da flor, decompondo-se em mericarpos na maturidade. Exemplo: mamona *(Ricinus communis* L.).

[1] Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas, UEM. Cx. Postal 331. 87020-900 Maringá, PR.

• Simples - Originados apenas do ovário de uma flor com gineceu unicarpelar ou pluricarpelar sincárpico.

De acordo com o número de carpelos, a deiscência e o teor de água no pericarpo maduro, os frutos simples dividem-se em vários subtipos:

- Carnosos: drupa, como os frutos das plantas conhecidas popularmente como canela *(Ocotea puberula* (Rich.) Nees *eNectandra megepotamirca* (Spreng.) Mez); e baga, como o tomate (*Lycopersicum esculentum* Mill.) e o mamão (*Carica papaya* L.).

- Secos deiscentes: folículo, como o chichá *(Sterculia chicha* st. Hill. ex Turpin); legume, como o feijão *(Phaseolus uulgaris* L.); e cápsula, como os frutos da paineira *(Chorisia speciosa* St. Hill.).

- Secos indeiscentes: aquênio, típico da família Asteraceae, como o picão-grande *(Bidens sulphurea* Sh. Bip.); cariopse, comum na família Poaceae, como o arroz (*Oriza sativa* L.); e sâmara, freqüente na família Fabaceae, como a tipuana *(Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze).

Os frutos podem ainda ser disseminados ou dispersos naturalmente, assegurando que as espécies vegetais possam ocupar outros ambientes e, por conseqüência, sua sobrevivência. A disseminação de frutos pode ser feita por agentes bióticos ou abióticos, como animais, vento e água. Assim, há frutos que aderem aos corpos ou são ingeridos por animais (zoocoria); outros, como as sâmaras, são dispersos pelo vento (anemocoria); e outros ainda, como *Inga uruguensis* Hook. Et Arn., são disseminados pela água (hidrocoria).

Desenvolvimento do Fruto

Os frutos originam-se basicamente do ovário da flor (Fig. 14.2 – A a I). O ovário, de estrutura em geral pouco complexa, com um ou mais carpelos, apresenta epiderme externa unisseriada, mesofilo parenquimático, onde ocorrem feixes vasculares diferenciados ou procambiais, e epiderme interna também uniestratificada.

O desenvolvimento do fruto, a partir do ovário, envolve atividade meristemática, que varia com a fase de crescimento e com a região do ovário ou do pericarpo jovem. Há frutos em que a divisão celular ocorre intensamente no ovário, em fase de pré-antese, como em peroba-rosa *(Aspidosperma polyneuron* M. Arg.). Por outro lado, em legumes e outros frutos, o período de divisão celular é intenso após a abertura da flor.

Após a fase meristemática, o fruto se desenvolve graças à expansão, ou alongamento celular, e às alterações estruturais ou funcionais das células, como espessamento, lignificação ou suberificação das paredes celulares, mudanças metabólicas dos protoplastos, vacuolização e perda d'água.

As Figuras 14.1 e 14.2 ilustram o desenvolvimento dos frutos de Acácia *panicuhta* Willd. e de *Clusia parviflora* (Sald.) Engl., respetivamente. Já as Figuras 14.3 a 14.6 mostram o desenvolvimento do pericarpo de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl.

Regiões do Pericarpo

O pericarpo pode ser analisado estruturalmente mediante a delimitação de regiões, em geral denominadas epicarpo (ou exocarpo), mesocarpo e endocarpo. O exocarpo é constituído apenas pelo tecido epidérmico externo; o endocarpo, somente pelo tecido epidérmico interno ou tecido multiestratificado de natureza parenquimática ou esclerenquimática; e o mesocarpo, por um ou mais tecidos compreendidos entre o exo e o endocarpo. O mesocarpo pode ser de natureza parenquimática, colenquimática e, ou, esclerenquimática (Fig. 14.7); nele estão imersos os feixes vasculares colaterais, bicolaterais ou concêntricos.

Estudos ontogênicos detalhados revelam que os tecidos que compõem essas regiões podem variar segundo sua origem e concepção divergente dos autores. Desse modo, o epicarpo, ou exocarpo, é a epiderme ou tecidos derivados que provêm da epiderme externa ovariana; o mesocarpo é composto de tecidos originados do mesofilo; e o endocarpo, constituído de um (Fig. 14.7) ou mais tecidos provenientes da epiderme interna do ovário. Por outro lado, há autores que consideram o epicarpo, ou exocarpo, derivado da epiderme externa do ovário e de tecidos subepidérmicos, o mesocarpo composto de tecidos originados do mesofilo e o endocarpo constituído de um ou mais tecidos provenientes da epiderme interna do ovário e de tecidos subepidérmicos (Figs. 14.8 a 14.14).

Histologia do Pericarpo

Epicarpo, ou exocarpo

O epicarpo, ou exocarpo, é formado geralmente por epiderme unisseriada, que pode ser pilosa, ou glabra, e estomatífera. As células dessa epiderme apresentam formato variável, com paredes periclinais externas delgadas ou espessas e cutinizadas. As paredes das células do exocarpo podem estar impregnadas também por lignina, como ocorre em frutos de aroeira *(Lithraea molleoides* (Vell.) Engl.), aroeira-do-sertão (*Myracrodruon urundeuua* Fr. Aliem.) e aroeira-mansa, ou aroeira-vermelha *(Schinus terebinthifolius* Raddi).

Os pêlos podem ser tectores ou glandulares, uni ou pluricelulares (Figs. 14.18 e 14.19). No mesmo nível ou em níveis diferentes do das demais células epidérmicas, ocorrem complexos estomáticos paracíticos, anomocíticos, actinocíticos, anisocíticos e ciclocíticos (Figs. 14.15 e 14.16). No caso do bacuri (*Platonia insignis* Mart.), os estômatos encontram-se elevados em relação às células epidérmicas (Fig. 14.17).

Ocasionalmente, o exocarpo pode ser representado pela periderme com lenticelas, que têm sua origem no tecido subepidérmico, como verificado no abricó-do-pará *(Mammea americana* L), (Figs. 14.20 e 14.21).

Mesocarpo

O mesocarpo é de constituição histológica muito variável. Pode ser apenas parenquimático, rico em conteúdo oleaginoso, como em canela-fedorenta *(Nectandra*

megapotamica (Spreng.) Mez), abundante em duetos secretores registrados em *Mammea americana* L. (Figs. 14.9 a 14.12), *Clusia parviflora* (Sald.) Engl. (Fig. 14.24), *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Fig. 14.26 - B e C) e *Schinus terebinthifolius* Raddi, em cavidades secretoras, como ocorre na paineira *(Chorisia speciosa* St. Hill.) ou com laticíferos, como na canjarana *(Cabralea canjerana* (Vell.) Mart.), ou ainda de natureza parenquimática, colenquimática e esclerenquimática, como em legumes e folículos (Figs. 14.7 e 14.28 - B a 14.30).

O esclerênquima mesocárpico pode apresentar-se organizado como hipoderme, onde ocorrem esclereídes, ou como tecido localizado mais internamente, contíguo à cavidade seminal, constituído por fibras septadas ou não (Figs. 14.7 e 14.28 - B a 14.30).

Endocarpo

O endocarpo, como o mesocarpo, apresenta composição variável de tecidos. Pode ser representado apenas por epiderme unisseriada, como na leguminosa unha-de-gato (Acácia *paniculata* Willd.) (Figs. 14.7, 14.29 e 14.30), somente por esclerênquima - fibras em perobarosa *(Aspidosperma* po/yneuron M. Arg.) e macroesclereídes em canela-fedorenta *(Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez) (Fig. 14.27 - C) e aroeira *(Lithraea molleoides* (Vell.) Engl.) -; ou por esclerênquima e parênquima, observados em feijão-cru *(Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl.) (Fig. 14.6) e ingá-mirim *(Inga fagifolia* Willd.). Na baga de bacuri *(Platonia insignis* Mart.), o endocarpo de natureza parenquimática encontra-se totalmente aderido à semente e separado do restante do pericarpo; as células mais externas deste endocarpo são alongadas, de paredes finas e ricas em açúcares, constituindo a camada polposa, onde se observam feixes vasculares finos.

O endocarpo, quando não esclerenquimático, uni ou plurisseriado, pode apresentar pêlos uni ou pluricelulares na região da cavidade onde se aloja a semente, como registrado em unha-de-gato (Acácia *paniculata* Willd.) e paineira *(Chorisia speciosa* St. Hill.).

Sistema vascular

A vascularização do pericarpo reflete a estrutura básica da folha carpelar de origem. Em conseqüência, o pericarpo possui o padrão de cada carpelo, ou seja, um feixe dorsal e dois marginais (Figs. 14.22 e 14.28 - B). Entretanto, podem ocorrer frutos com um, cinco ou vários feixes vasculares.

No pericarpo há ramificações desses feixes, originando outros de menor calibre. Os feixes podem ser colaterais, bicolaterais e concêntricos, e os de maior porte podem apresentar atividade cambial.

Deiscência de Frutos

O pericarpo pode se abrir quando o fruto seco ou carnoso está completamente maduro. A deiscência nos frutos ocorre de várias maneiras, por poros e por fendas transversais ou

longitudinais. Em muitos frutos deiscentes o pericarpo pode desenvolver tecidos especiais, que atuam no mecanismo de deiscência de frutos.

Em frutos deiscentes é possível delimitar desde cedo, ainda no ovário, tecidos precursores da zona de deiscência desses frutos (Figs. 14.22 e 14.24). No fruto maduro de unha-de-gato *(Acácia paniculata* Willd.) ocorre entre as valvas um tecido parenquimático frágil, margeado por esclerênquima, denominado tecido de separação, e que constitui a zona de deiscência do fruto (Fig. 14.23). No fruto de feijão-cru *(Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl.), a presença do tecido de separação, residual apenas na região suturai, pode auxiliar na caracterização do fruto indeiscente tipo folículo, e não, legume, como registram os trabalhos sobre a espécie (Fig. 14.22).

A literatura especializada mostra a complexidade do processo de deiscência, em que participam tecidos esclerenquimáticos, situados em locais diferentes do pericarpo, além do tecido de separação, que aumenta a tensão higroscópica do fruto, facilitando sua abertura.

Anatomia e Classificação de Frutos

Registra-se na literatura botânica classificação incorreta de frutos, em razão de os autores se basearem apenas na sua descrição morfológica. A análise estrutural ontogênica de frutos tem se tornado indispensável como ferramenta auxiliar na sua classificação, como já demonstrado em alguns estudos.

A espécie *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. teve seu fruto caracterizado como legume não-deiscente. A análise anatômica do fruto desta planta constatou a presença de resíduos de tecido de separação parcialmente esclerificado apenas ao nível da sutura (região ventral) (Fig. 14.22), o que define o fruto como folículo indeiscente.

Em *Inga fagifolia* Willd., a camada polposa foi interpretada como derivada do mesocarpo e endocarpo. Pesquisa recente mostrou que esta camada é na realidade o resultado da diferenciação do tegumento externo do óvulo, no qual a epiderme externa produz numerosos e longos pêlos unicelulares, que constituem uma sarcotesta.

Na literatura botânica, os frutos das espécies de canelas, como *Ocotea puberula* (Rich.) Nees e *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez, são registrados como baga. Entretanto, a investigação anatômica do desenvolvimento de seus frutos mostrou que o tecido esclerenquimático que envolve a semente, interpretado como tegumento seminal, é na verdade a epiderme interna do pericarpo ou endocarpo. Durante o desenvolvimento, as células epidérmicas do pericarpo jovem alongam-se radialmente, diferenciam-se em macroesclereídes e contatam firmemente com a epiderme da testa, formando uma estrutura única vulgarmente chamada "caroço" e encontrada caracteristicamente em drupas (Fig. 14.27 - C). Portanto, os frutos dessas canelas devem ser considerados como drupas e não bagas.

Estrutura de frutos

Será apresentada a seguir a estrutura de alguns frutos simples muito comuns entre as angiospermas.

Baga

A baga do lacre (*Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy) tem formato oblongo e apresenta polpa carnosa, mucilaginosa, de coloração avermelhada e odor adocicado, onde se encontram mergulhadas as numerosas sementes (Figs. 14.25 e 14.26). O epicarpo, ou exocarpo, é representado pelo tecido epidérmico unisseriado, glabro, estomatífero e derivado da epiderme externa do ovário. Ocasionalmente aparecem lenticelas esparsas, originadas pela atividade de um felogênio que produz células suberificadas em direção ao exterior do fruto. O mesocarpo é originado do mesofilo ovariano. Tem natureza parenquimática e é rico em duetos secretores, cuja secreção é constituída por compostos fenólicos e substâncias lipídicas. O endocarpo é derivado da epiderme interna que delimita o lóculo da semente e de camadas subepidérmicas do ovário, que sofrem divisões periclinais em período de pós-antese. É assim formado por tecido parenquimático com células de formato e dimensões variáveis e de paredes finas, que se desenvolve entre as sementes (Figs. 14.26 – B e C).

Drupa

As drupas de canela-guaicá *(Ocotea puberula* (Rich.) Nees) e canela-fedorenta *(Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez) têm formato oblongo ou esférico, respectivamente, de cor preta e cúpula predominantemente vermelha. Na maturidade apresentam sua única semente envolta pelo endocarpo esclerenquimático, caracterizando a estrutura típica de drupas, vulgarmente chamada "caroço" (Fig. 14.27 - A e B). O epicarpo, ou exocarpo, origina-se da epiderme externa do ovário; na maturidade apresenta-se como epiderme simples, cuticularizada e com células de paredes periclinais externas muito espessas, que contêm substância de natureza graxa, inclusive nas paredes radiais. Ocorrem complexos estomáticos paracíticos e nota-se a ausência de pêlos nos frutos dessas espécies. O mesocarpo parenquimático, proveniente do mesofilo ovariano, constitui a maior parte da parede do fruto. Nele, observam-se duas regiões, uma externa ampla, de células poliédricas, cujo conteúdo oleaginoso é abundante e ocorre na forma de grandes esferas; e uma interna, mais estreita, composta de células menores e mais alongadas radialmente. O endocarpo, derivado da epiderme interna do ovário, é esclerenquimático, constituído de macroesclereídes dispostas em paliçada. As macroesclereídes são prismáticas e possuem paredes celulares espessas abundantemente pontoadas e lignificadas. Quando se retira a semente do fruto maduro, o endocarpo rígido permanece aderido ao tegumento seminal, parecendo ao observador inadvertido a epiderme da testa (Fig. 14.27 - C).

Legume

O legume da unha-de-gato *(Acácia paniculata* Willd.) caracteriza-se como fruto simples cujo pericarpo seca na maturidade e se abre por duas fendas longitudinais (Fig. 14.28 - A e B). O epicarpo, ou exocarpo, é representado pela epiderme do fruto e constituído por células poliédricas de formato e tamanho variáveis, que se dispõem num único estrato cuticularizado. Apresenta diferenciações pilosas tectoras unisseriadas, com duas a cinco células (raramente mais), de extremidades afiladas, cujas paredes celulares são desprovidas de lignina. Ocorrem também pêlos secretores pluricelulares, podendo a região secretora ser ou não ramificada (Figs. 14.8, 14.29 e 14.30). Os complexos estomáticos, pouco freqüentes, são anomocíticos. O mesocarpo é formado por três regiões histológicas distintas. O mesocarpo hipodérmico, ausente da região basilar do fruto, é composto de esclereídes que se distribuem em duas ou três (eventualmente mais) camadas; estas células variam de formato e tamanho, podendo ser diminutas, isodiamétricas, alongadas e irregulares. Suas paredes celulares são espessas, lignificadas e providas de pontoações simples e ramificadas. O mesocarpo médio, de natureza parenquimática, é formado por células poliédricas diversamente alongadas que se dispõem em vários estratos; o mesocarpo parenquimático em contato com a cavidade seminal compõe-se de células comprimidas dorsiventralmente, devido à pressão provocada pelo desenvolvimento da semente. O mesocarpo interno, esclerenquimático, é constituído por fibras septadas ou não, dispostas em dois estratos aproximadamente perpendiculares entre si, muito longas (chegam a dois milímetros de comprimento), de paredes espessas e lignificadas. A epiderme que reveste a cavidade onde se aloja a semente constitui o endocarpo. Suas células possuem paredes delgadas e apresentam a parede periclinal externa revestida por finíssima cutícula (Figs. 14.7, 14.29 e 14.30). Na região da cavidade, onde as valvas do legume se aproximam, as células endocárpicas crescem muito, assumindo o aspecto de pêlos. Na região de deiscência, situada entre as valvas do legume, encontra-se um parênquima que conecta a epiderme ao endocarpo, caracterizado por células diminutas, de paredes muito finas, que permanecem entre os feixes vasculares marginais interrompendo a continuidade do feixe dorsal. Este tecido *é* denominado parênquima de separação e rompe-se no período de deiscência do fruto, liberando as sementes (Figs. 14.23 e 14.28 - B).

Cápsula

O fruto catiguá *(Trichilia catigua* A. Juss.) é uma cápsula oblonga, ligeiramente obovada, vermelho-alaranjada e pilosa, abrindo-se por três valvas e expondo uma a três sementes (Fig. 14.31). A cápsula desta espécie pode ser considerada septífraga, uma vez que todo o eixo do fruto, contendo tecidos condutor e placentário, permanece no centro, separado das valvas pela ruptura dos septos. A epiderme do fruto que forma o epicarpo, ou exocarpo, é unisseriada e cuticularizada e apresenta células pequenas e cúbicas. Há também diferenciações pilosas. O mesocarpo é constituído de parênquima, cujas células têm formato e tamanho variáveis: as de dimensões maiores distribuem-se mais externamente e as menores, mais internamente. No mesocarpo são encontrados laticíferos com látex incolor. Os feixes vasculares anficrivais percorrem longitudinalmente o mesocarpo.

O endocarpo é representado por esclerênquima e tecido epidérmico. O esclerênquima é formado por três a cinco estratos de esclereídes, orientados no pericarpo obliquamente, que apresentam paredes espessas, lignificadas e pontoadas. A epiderme é uniestratificada e cuticularizada, contendo células de tamanho variável; nela não ocorrem quaisquer diferenciações pilosas ou estomatíferas (Fig. 14.32). A região de deiscência é demarcada por um sulco longitudinal, resultante da diminuição da espessura do mesocarpo. Neste, essa zona é caracterizada por uma faixa de células isodiamétricas e, no endocarpo, pela ausência das camadas de esclereídes.

Aquênio

O aquênio do picão-grande (*Bidens sulphurea* Sch. Bip.) é fruto seco, bicarpelar, indeiscente, monospérmico, de formato linear, levemente arqueado, piloso, com estrias longitudinais e de cor preta. Apresenta o pericarpo não-soldado à semente e pappus aristado, provido de tricomas rígidos voltados para a base (Fig. 14.33 -A). O epicarpo, ou exocarpo, é constituído pela epiderme unisseriada, cujas células têm formato cilíndrico curto e paredes periclinais externas espessas e anticlinais delgadas. Ocorrem pêlos, com paredes celulares muito espessas. O mesocarpo é formado pela hipoderme de células parenquimáticas prismáticas, de paredes delgadas, pelo tecido esclerenquimático multiestratificado fibroso e pelo tecido parenquimático interno, com número variável de camadas conforme a região do pericarpo. A hipoderme forma pequenas invaginações de células parenquimáticas. Os feixes vasculares são colaterais, com o floema quase envolvendo completamente o xilema. No limite entre a hipoderme e o tecido esclerenquimático encontra-se a fitomelana, substância negra muito rica em carbono e muito resistente à ação de ácidos, freqüente no pericarpo de espécies de Asteraceae. O endocarpo é representado pela epiderme interna uniestratificada, com células de paredes finas, desprovidas de diferenciações pilosas ou estomatíferas. O endocarpo e o parênquima interno mesocárpico apresentam células comprimidas na maturidade, em razão do processo de compressão que sofrem com o desenvolvimento acentuado da única semente (Fig. 14.33 - B a D).

Leitura Complementar

BARROSO, G.M.; MARIN, M.P.; PEIXOTO, A.L.; ICHASO, C.L.F. **Frutos e sementes:** morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Viçosa, MG: Editora UFV, 1999. 443 p.

CARMELLO-GUERREIRO, S.M. **Morfologia, anatomia e desenvolvimento dos frutos, sementes e plântulas de** *Schinus terebinthifolius* **Raddi,** *Lithraea moíleoides* (Vell.) **Engl.,** *Myracrodruon urundeuva* **Fr. Aliem,** *e Astronium graueolens* **Jacq. (Anacardiaceae).** Rio Claro: [s.n.], 1996. (Tese D.S.).

HERTEL, R.J.G. Contribuições para a fitologia teórica II. Alguns conceitos na carpologia. **Humanitas,** v. 4, n. 2, p. 1-43, 1959.

MOSCHETA, I.S. **Morfologia e desenvolvimento dos frutos, sementes e plântulas de** *Cabralea canjerana* **(Vell.) Mart.,** *Guarea kunthiana* **A. Juss. e** *Trichilia catigua* **(Meliaceae - Melioideae).** Rio Claro: [s.n.], 1995. (Tese D.S.)

MOURAO, K.S.M. **Morfologia e desenvolvimento dos frutos, sementes e plântulas de** *Vísmia guianensis* **(Aubl.) Choisy** e *Mammea americana* **L. (Clusiaceae Lindley).** Rio Claro: [s.n.], 1997. (Tese D.S.).

MOURÃO, K.S.M.; BELTRATI, C.M. Morfologia dos frutos, sementes e plântulas de *Platonia insignis* Mart. (Clusiaceae) I. Aspectos anatómicos dos frutos e sementes em desenvolvimento. **Acta Amazonica.** v. 25, n. 1/2, p. 11-32, 1995.

MOURÃO, K.S.M.; BELTRATI, C.M. Morfologia dos frutos, sementes e plântulas de *Platonia insignis* Mart. (Clusiaceae). II. Morfo-anatomia dos frutos e sementes maduros. **Acta Amazonica.** v. 25, n. 1/2, p. 33-46, 1995.

OLIVEIRA, D.M.T. de. **Morfologia e desenvolvimento dos frutos, sementes e plântulas de** *lnga fagifolia* **Willd. e** *I. uruguensis* **Hook. Et Arn. (Fabaceae, Mimosoideae).** Rio Claro: [s.n.], 1991. (Tese D.S.).

OLIVEIRA, D.A.T.; BELTRATI, C.M. Aspectos anatómicos dos frutos e sementes em desenvolvimento de *Inga fagifolia* (Fabaceae: Mimosoideae). **Revista Brasileira de Biologia,** v. 53, n. 4, p. 625-36. 1993.

ROTH, I. Fruits of angiosperms. In: LINSBAUER, K. (Ed.). **Encyclopedia of plant anatomy.** Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1977. v. 10.

SOUZA, L. A. Anatomia do desenvolvimento do pericarpo de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassler (Leguminosae - Faboideae). **Revista Unimar,** v. 6, n. l, p. 5-19, 1984.

SOUZA, L. A. Anatomia do pericarpo de algumas espécies do gênero *Senna* Mill. (Caesalpinaceae). **REVISTA UNIMAR,** v. 10, n. l, p. 11-21, 1988.

SOUZA, L.A. Morfo-anatomia do desenvolvimento do fruto de Acácia *paniculata* Willd. (Leguminosae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia,** v. 36, n. 4, p. 851-71, 1993.

SOUZA, L.A. **Morfo-anatomia da flor e do desenvolvimento do fruto de** Ocotea *puberula* **(Rich.) Nees e** *Nectandra megapotamica* **(Spreng.) Mez (Lauraceae).** Dissertação de concurso para professor titular. Maringá, Paraná, 1993.

SOUZA, L.A. **Morfologia e anatomia vegetal (célula, tecidos, órgãos e plântula).** Ponta Grossa: Editora da Universidade Estadual de Ponta Grossa, 2003. 258p.

SOUZA, L.A.; MOSCHETA, I. S. Morfo-anatomia do fruto e da plântula de *Aspidosperma polyneuron* M.Arg. (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Biologia,** v. 52, n. 3, p. 439-47, 1992.

SOUZA-STEVAUX, M.C.DE; NEGRELLE, R.R.B.; CITADINI-ZANETTE, V. Seed dispersai by the fish *Pterodoras granulosus* in the Paraná River Basin, Brazil. **Journal of Tropical Ecology,** v. 10, p. 621-626, 1994.

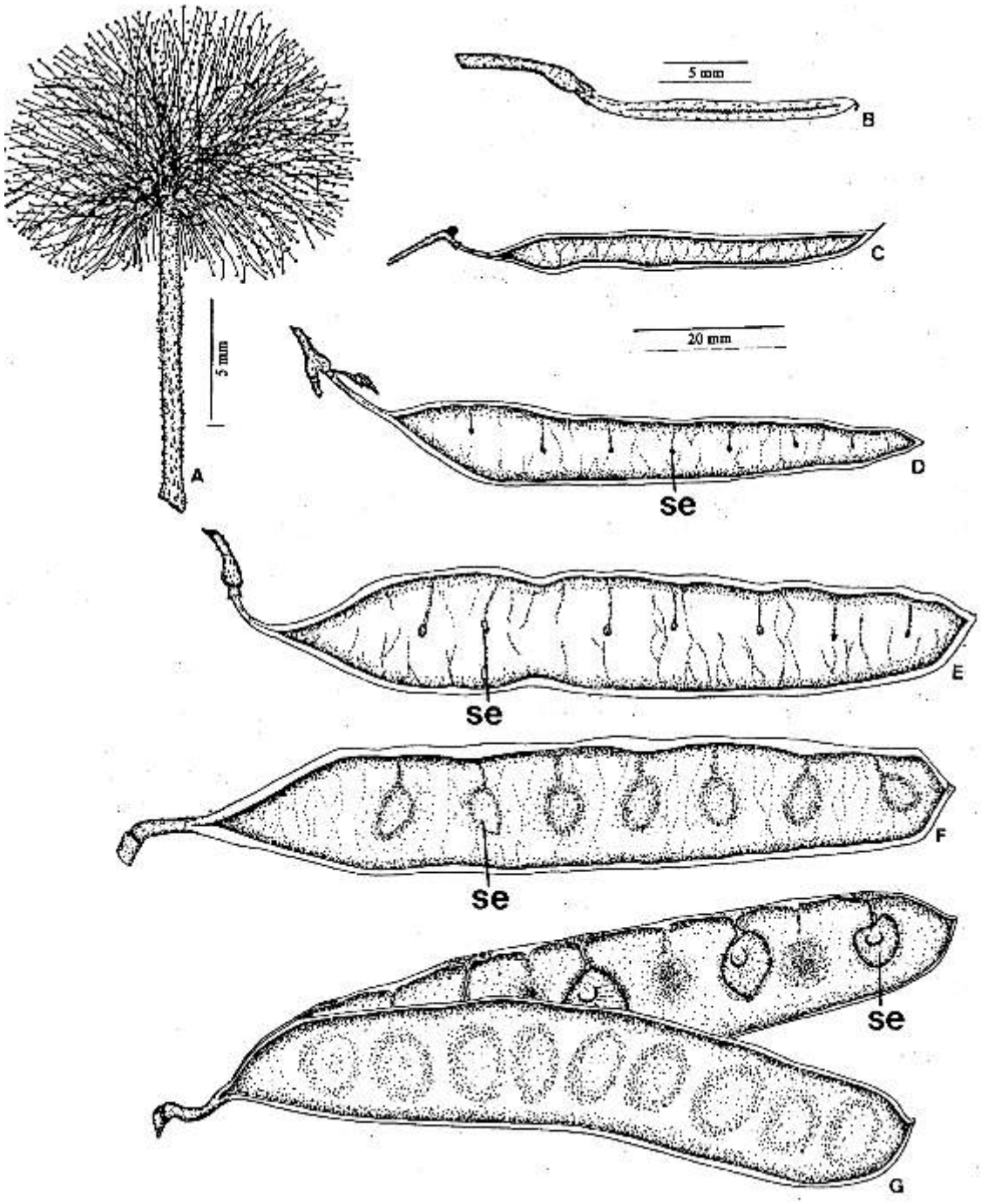
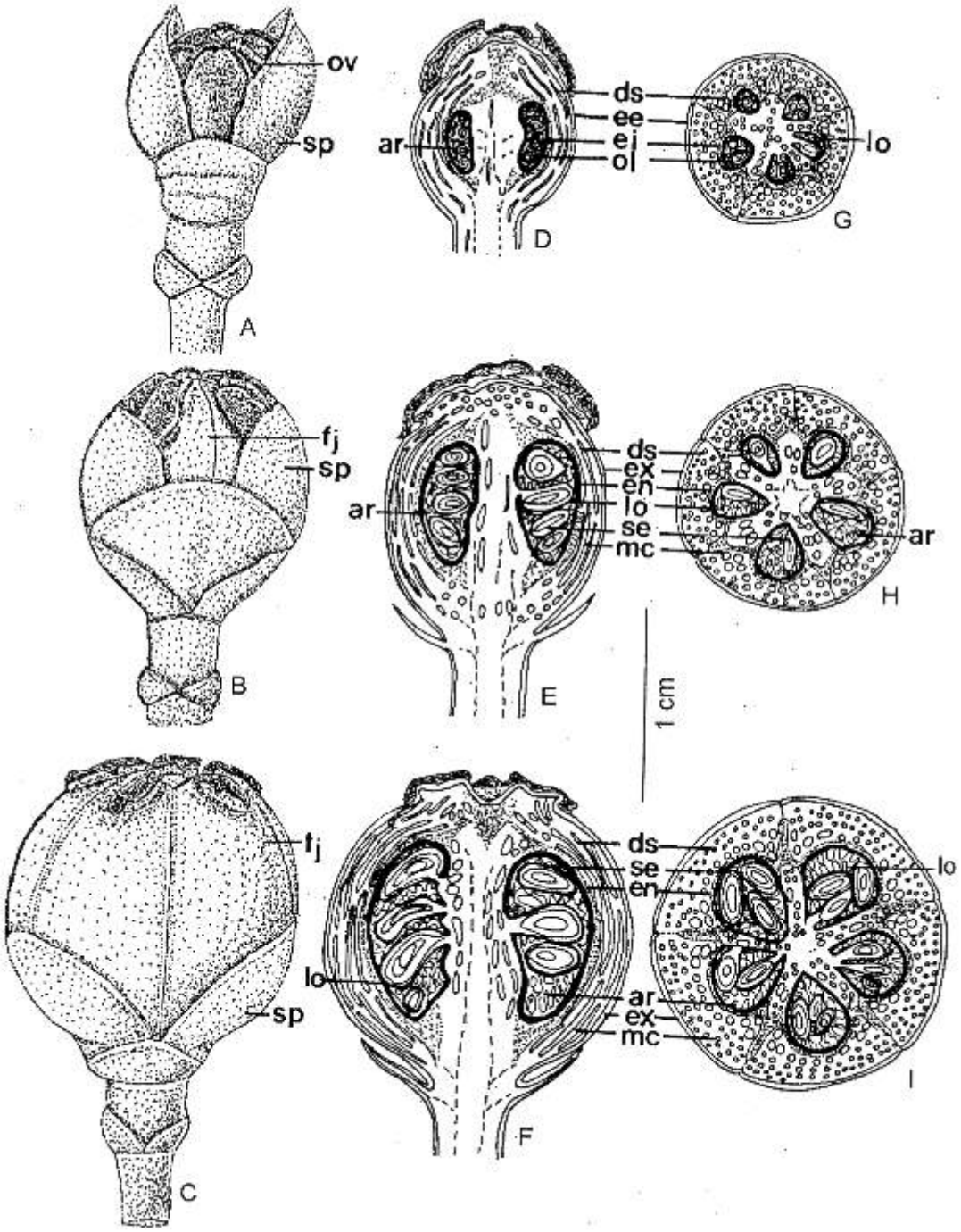
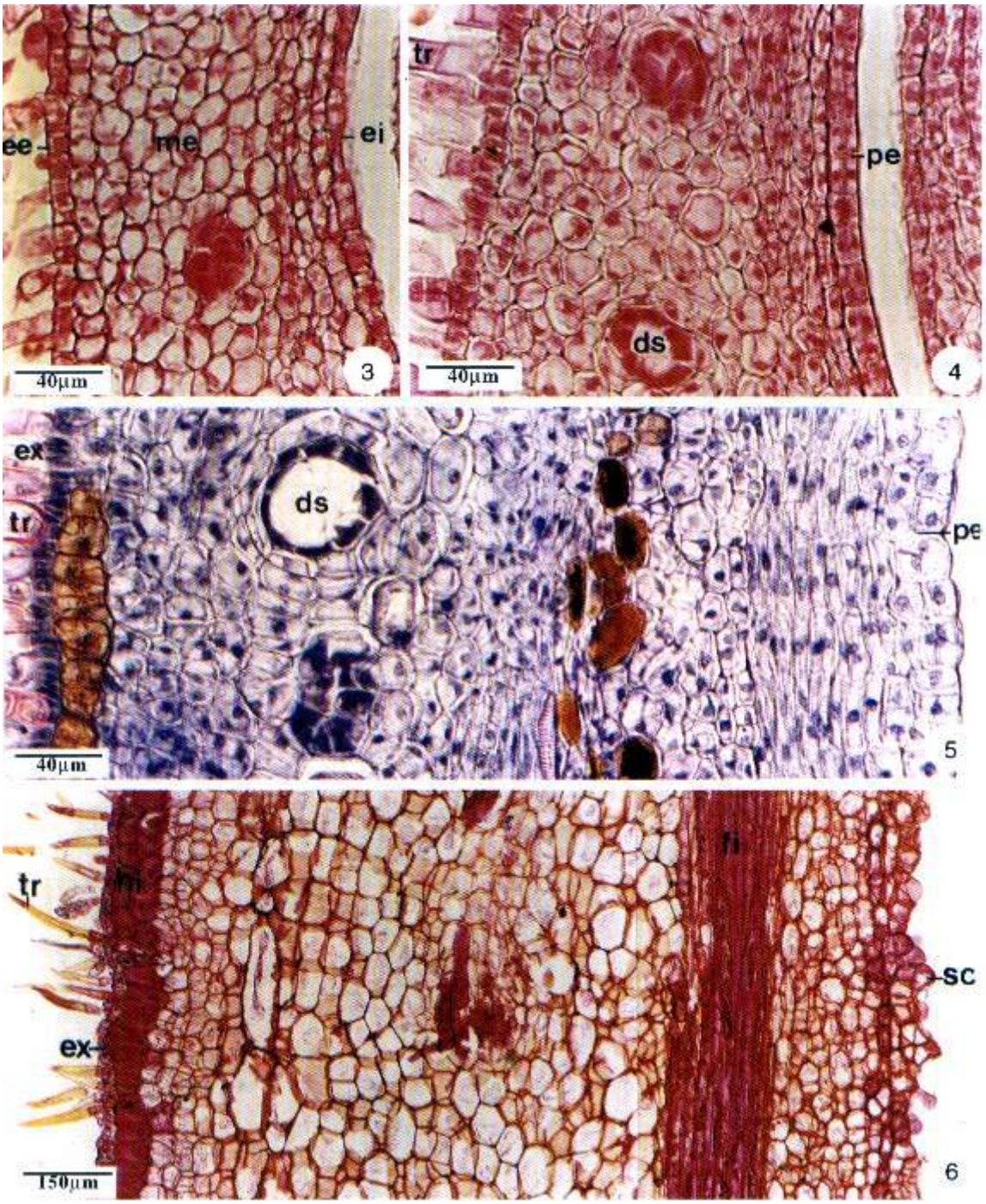


Figura 14.1 – Aspectos morfológicos do desenvolvimento do fruto de *Acacia paniculata* Willd. A – Inflorescência. B e C – Frutos muito jovens, onde as sementes ainda não são evidenciadas. D a F- Frutos imaturos em diferentes fases de desenvolvimento, com crescimento acentuado e gradativo do pericarpo e sementes. G – Fruto maduro deiscente (legume), com as duas valvas e as sementes maduras expostas, se = semente.



Figuras 14.2 – Aspectos morfológicos do desenvolvimento do fruto de *Clusia parviflora* (Sald.) Engl. A – Ovário. B e C - Frutos jovens. D – Ovário secionado longitudinalmente. E e F – Frutos jovens em seção longitudinal. G – Ovário secionado transversalmente. H e I – Frutos jovens em seção transversal. ar = arilo; ds = dueto secretor; ee = epiderme externa; ei = epiderme interna; en = endocarpo; ex = exocarpo; fj = fruto jovem; Io = lóculo; *me* = mesocarpo; ol = óvulo; ov = ovário; se = semente; sp = sépala.



Figuras 14.3 a 14.6 – Pormenores anatômicos dos diferentes estádios do desenvolvimento do pericarpo de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. 14.3 – Parede ovariana. 14.4 e 14.5 – Pericarpo de frutos jovens com divisões periclinais na epiderme interna e camadas subepidérmicas. 14.6 – Pericarpo maduro, ds = dueto secretor; ee = epiderme externa; ei = epiderme interna; ex = exocarpo; fi = fibras; hi = hipoderme de esclereídes; me = mesofilo; pé = precursor endocárpico; se = "seed cushion"; tr = tricomas.

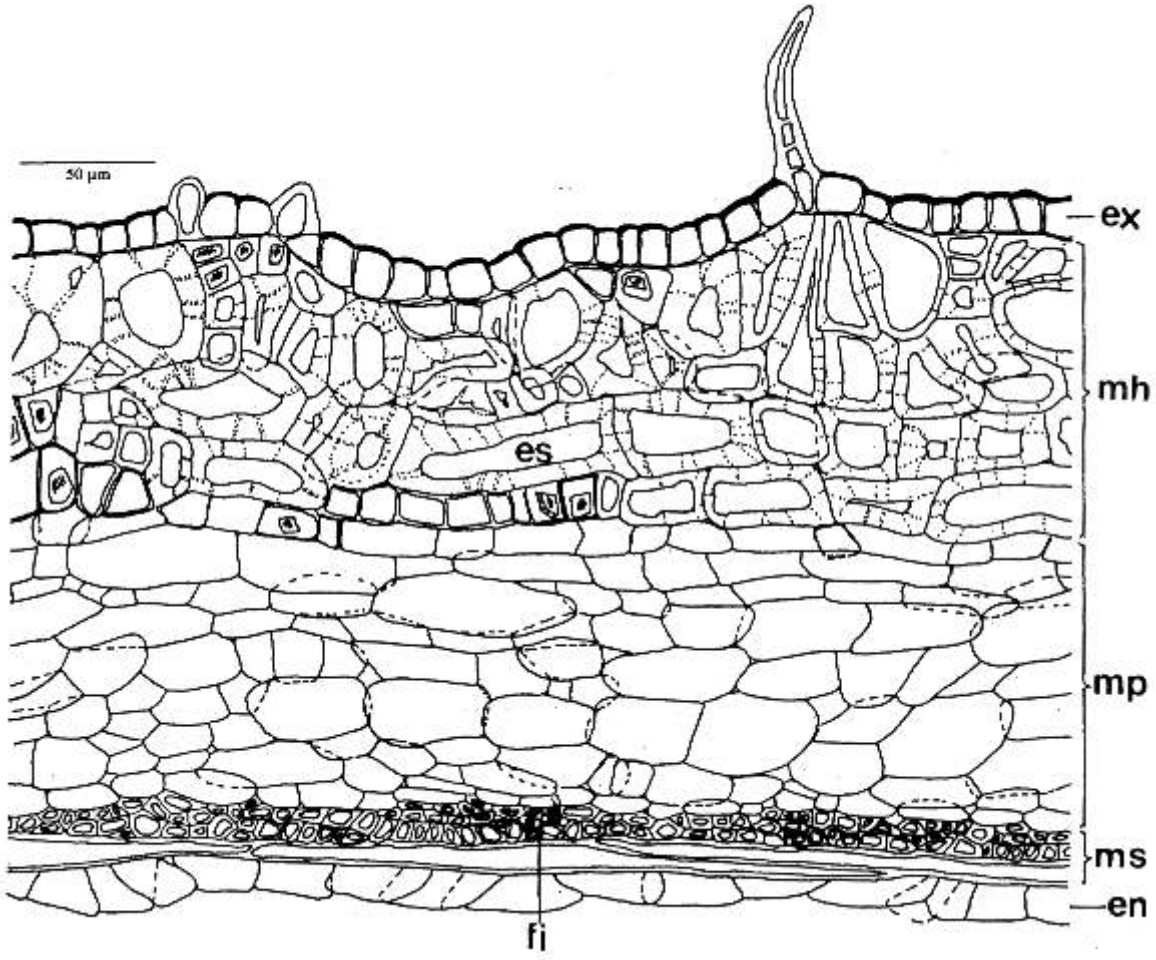
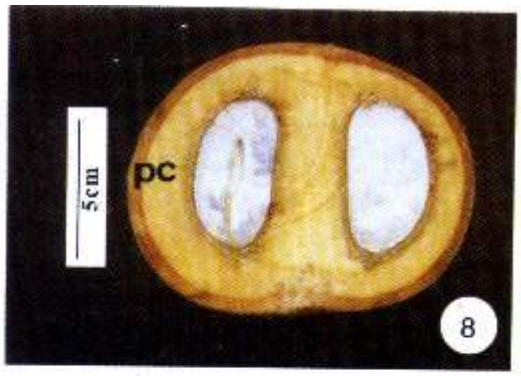
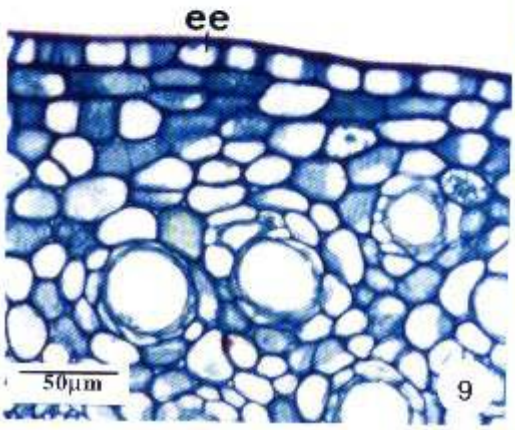
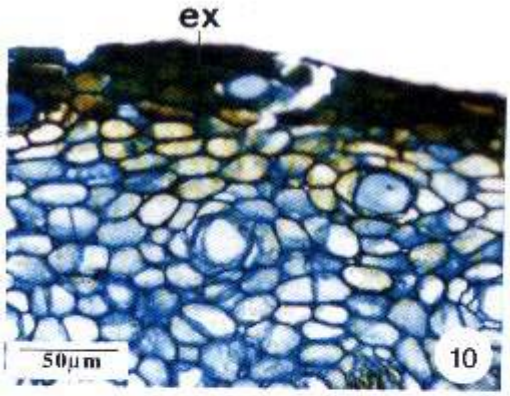


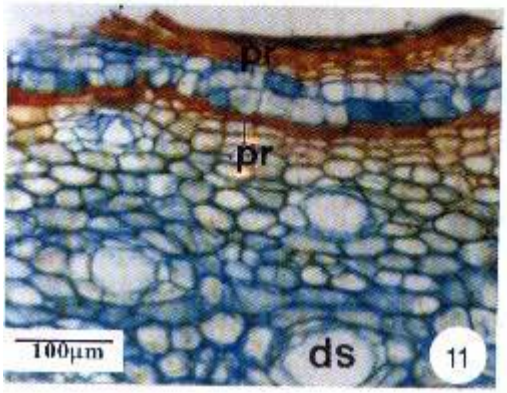
Figura 14.7 – Pormenor anatômico do pericarpo maduro de *Acacia paniculata* Willd. indicado na Figura 14.28 – B. en = endocarpo; es = esclereide; ex = exocarpo; fi = fibras; mh = mesocarpo hipodérmico; mp = mesocarpo parenquimático; ms = mesocarpo esclerenquimático.

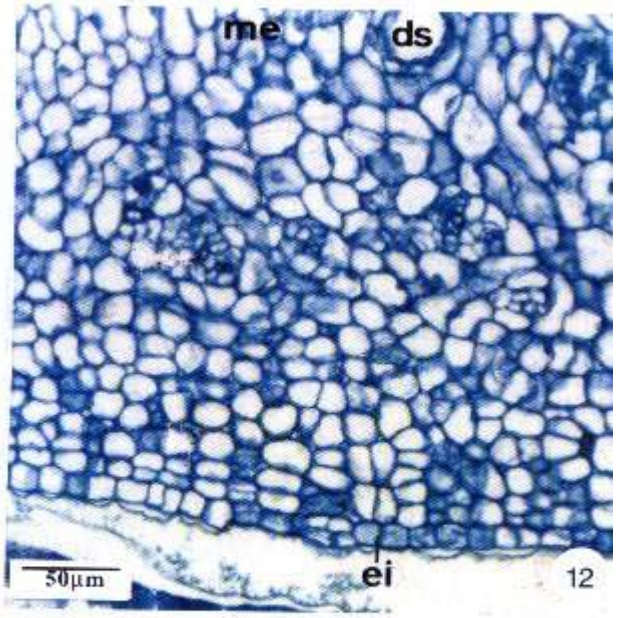
Figuras 14.8 a 14.14 – Fruto de *Mammea americana*. 14.8 - Aspecto geral do fruto secionado longitudinalmente. 14.9 a 14.11 – Pormenores anatómicos dos diferentes estádios do desenvolvimento do exocarpo em seção transversal. 14.9 – Ovário. 14.10 – Fruto jovem. 14.11 – Fruto maduro. 14.12 a 14.14 – Pormenores anatómicos dos diferentes estádios do desenvolvimento do endocarpo, em seção transversal, havendo participação de tecidos subepidérmicos na sua formação. 14.12 – Ovário. 14.13 – Fruto jovem. 14.14 – Fruto maduro, ds = dueto secretor; ee = epiderme externa; ei = epiderme interna; en = endocarpo; ex = exocarpo; me = mesofilo; pç = pericarpo; pr = periderme; te = tegumento seminal.

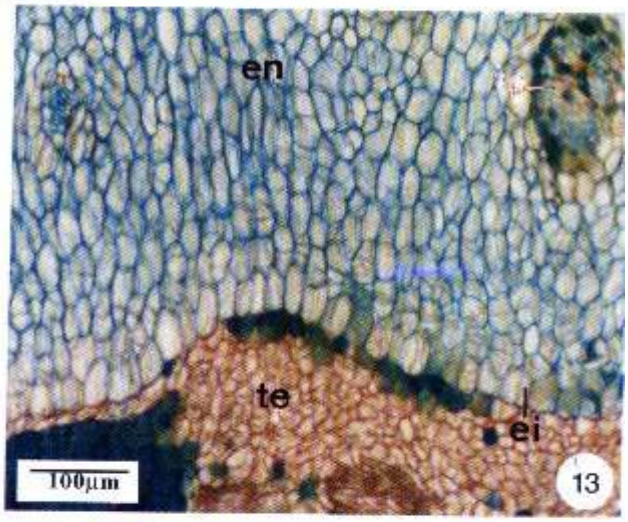

5cm
pc
8

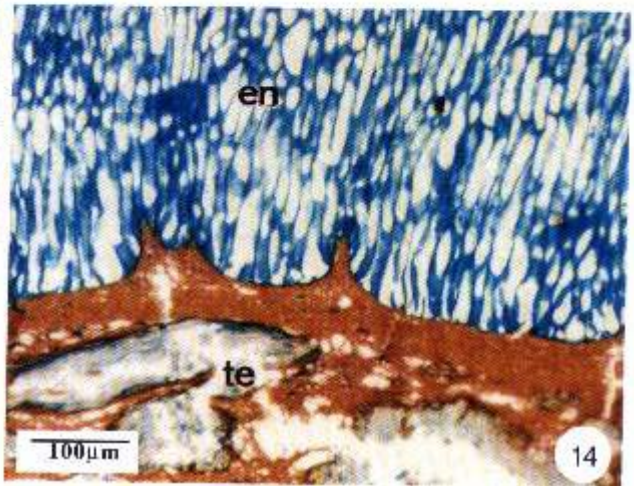

ee
50µm
9

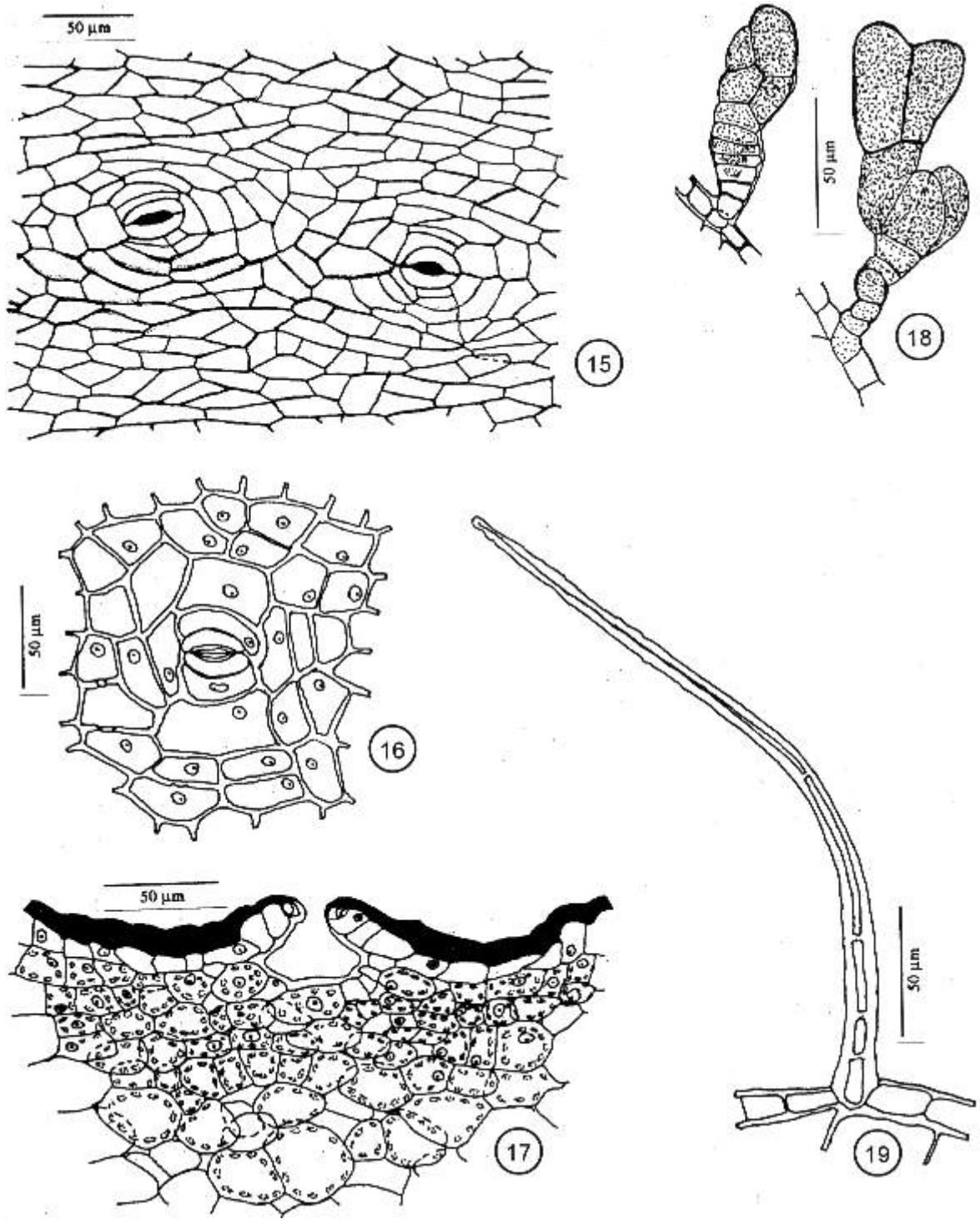

ex
50µm
10


pr
pr
100µm
ds
11

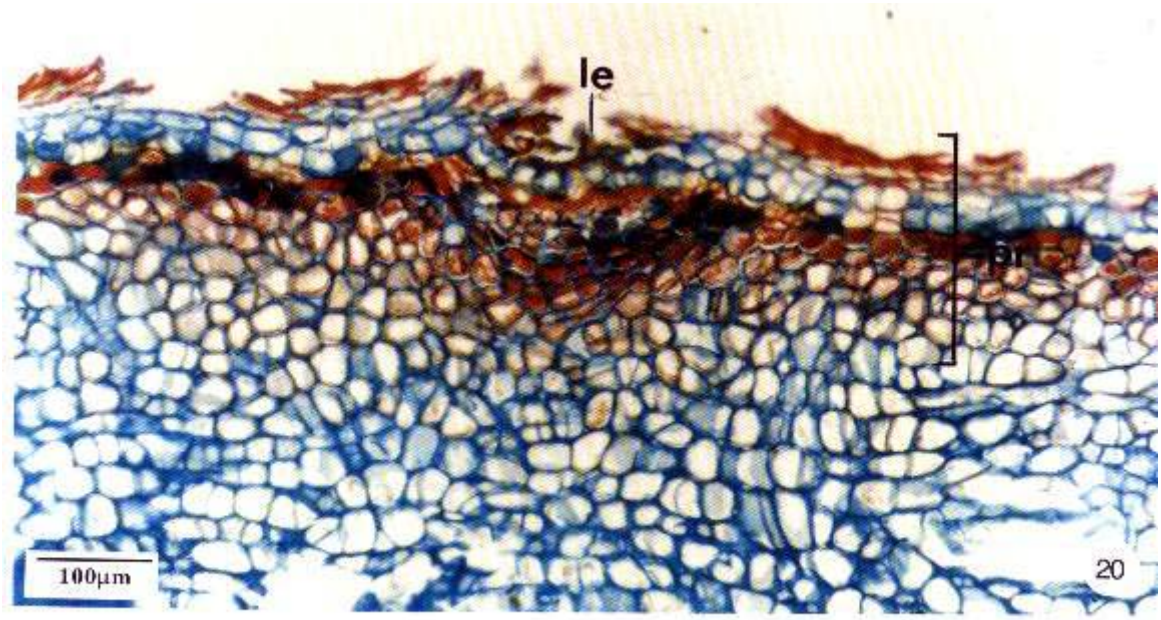

me
ds
50µm
ei
12

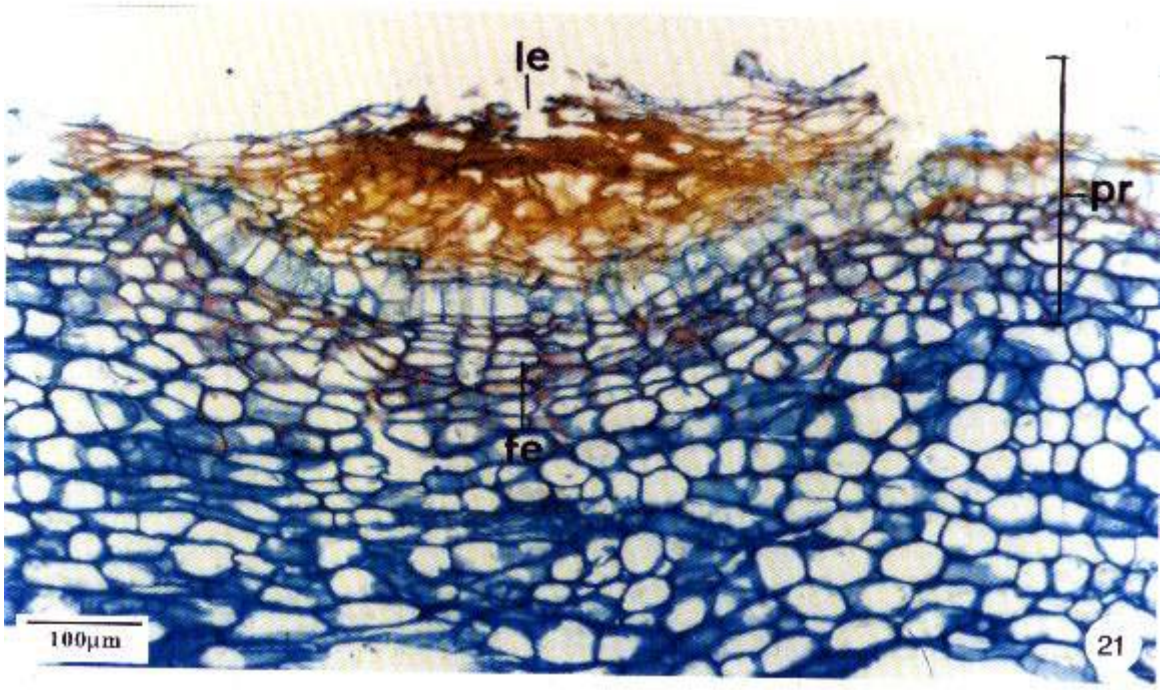

en
te
ei
100µm
13


en
te
100µm
14



Figuras 14.15 a 14.19 – Pormenores anatômicos do exocarpo. 14.15 e 14.16 – Complexos estomáticos ciclocítico e paracítico, respectivamente, de *Senna* sp., em vista frontal. 14.17 – Seção transversal de parte do pericarpo de *Platonia insignis* Mart.; o complexo estomático encontra-se elevado no exocarpo e a parede periclinal externa é espessa e cuticularizada. 14.18 e 14.19 – Pêlos glandulares e tector, respectivamente, do fruto de *Acaciapaniculata* Willd.

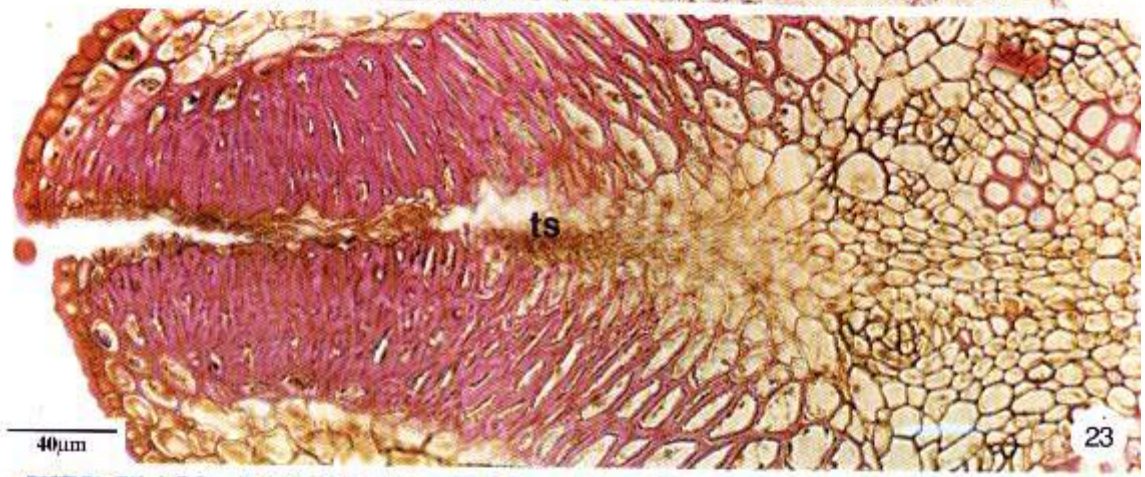


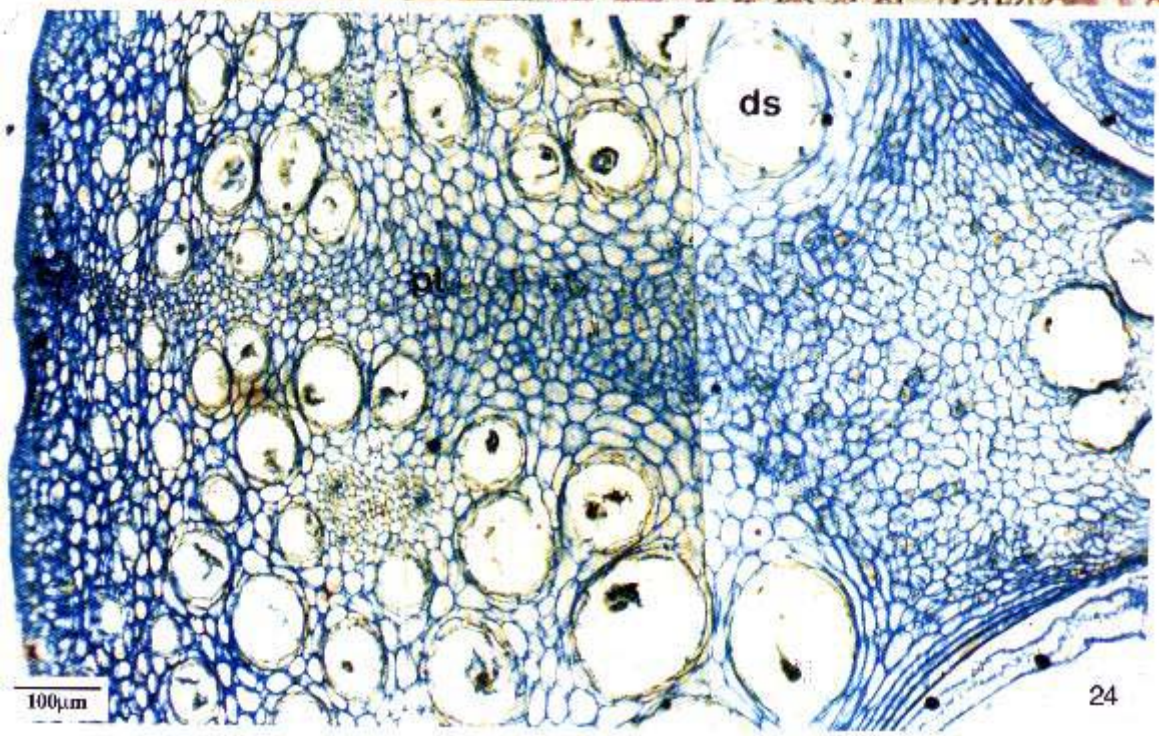


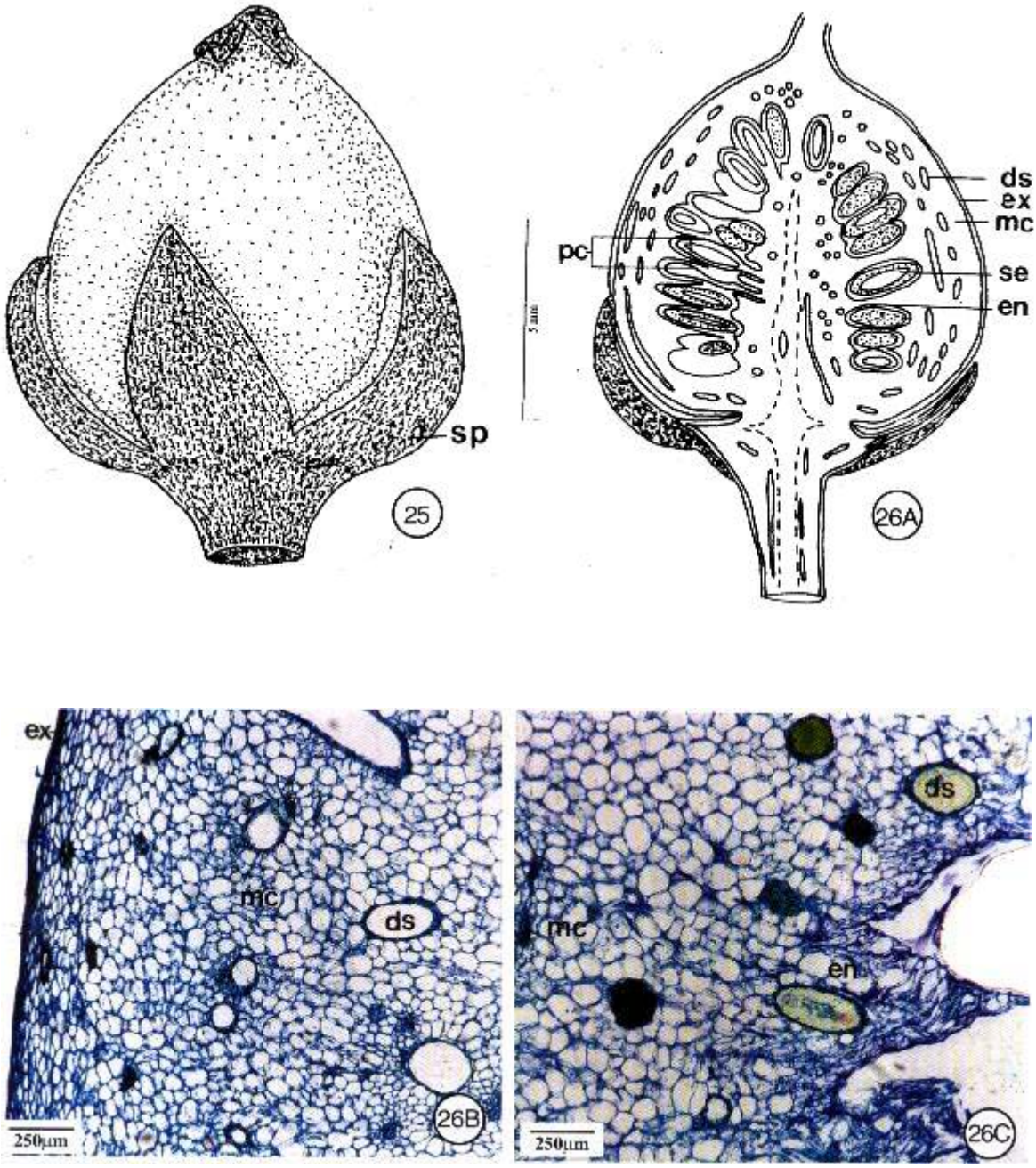
Figuras 14.20 e 14.21 – Exocarpo do fruto jovem, de *Mammea americana* L., em seção longitudinal, evidenciando-se periderme com lenticela em formação e desenvolvida, respectivamente, fe = felogênio; le = lenticela; pr = periderme.

Figuras 14.22 a 14.24 – Pormenores anatômicos, evidenciando-se a região de deiscência. 14.22 - Ovário de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. em seção transversal. 14.23 - Linha de deiscência do legume maduro de *Acácia paniculata* Willd.; o tecido de separação está parcialmente rompido e margeado por tecido esclerenquimático. 14.24 - Parede ovariana em seção transversal de *Clusia paruiflora* (Sald.) Engl. ds = dueto secretor; fd = feixe dorsal; fv = feixes ventrais; pt = precursor do tecido de separação; ts = tecido de separação.

fv
pt
fd
150µm
22


ts
40µm
23


ds
pt
100µm
24



Figuras 14.25 e 14.26 – Baga de *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy. 14.25 – Aspecto geral do fruto. 14.26 - A - Seção longitudinal do fruto. B e C - Pormenores do pericarpo indicados na Figura 14.26A. ds = dueto secretor; en = endocarpo; ex = exocarpo; me = mesocarpo; pç = pericarpo; se = semente; sp = sépala.

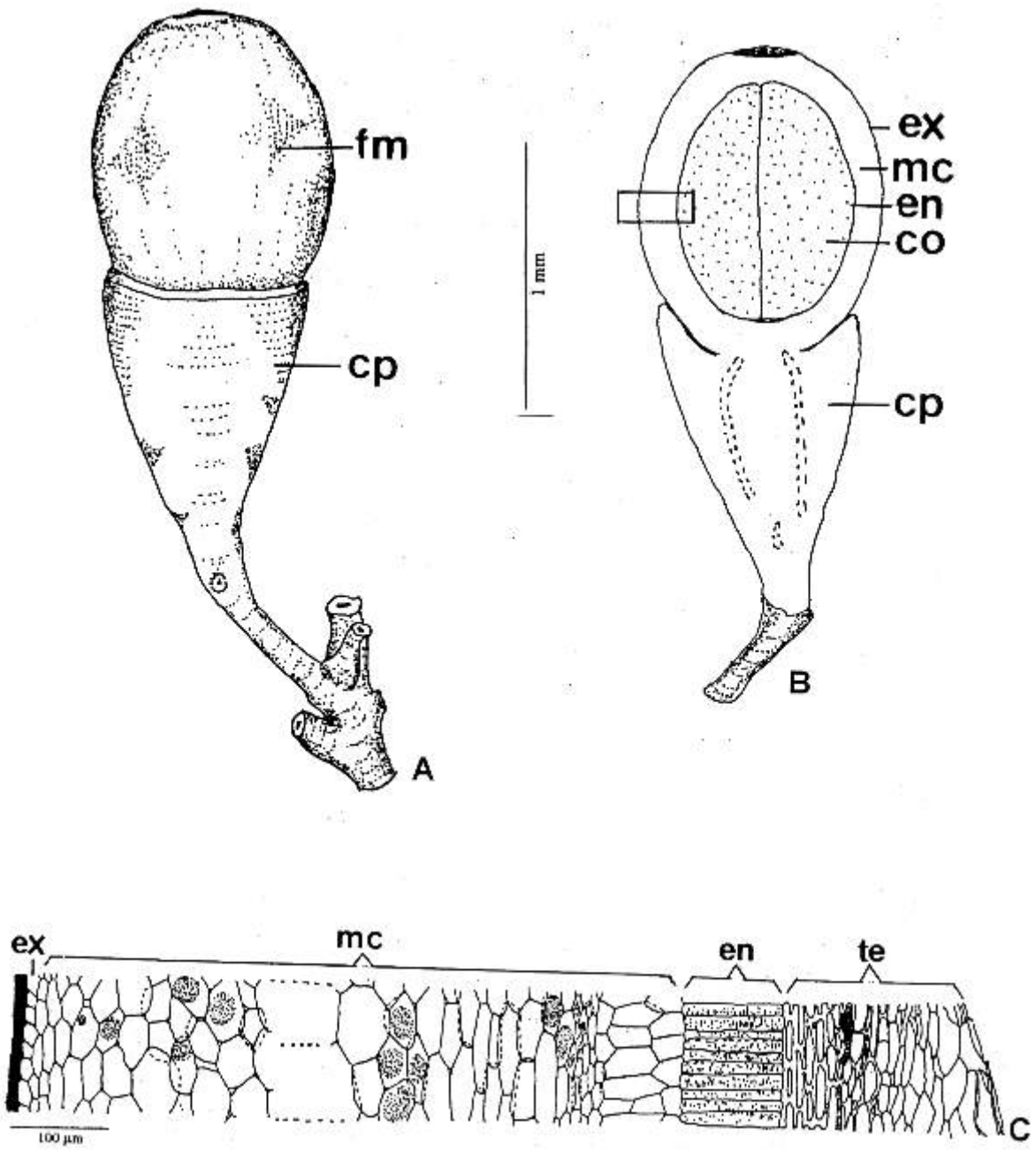
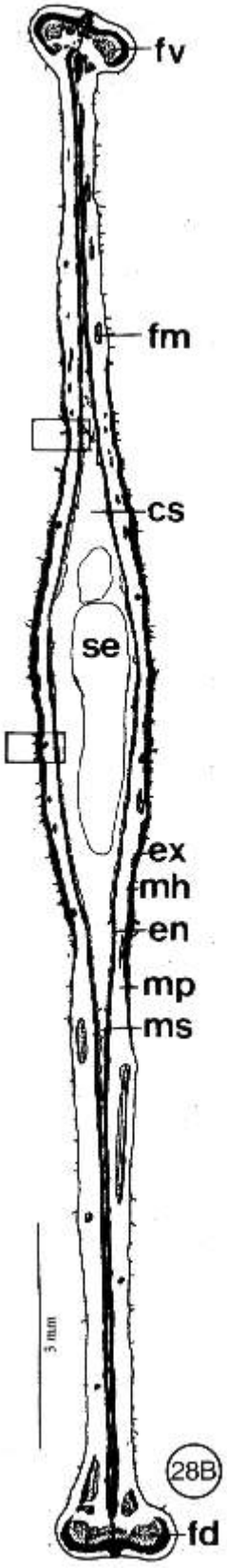
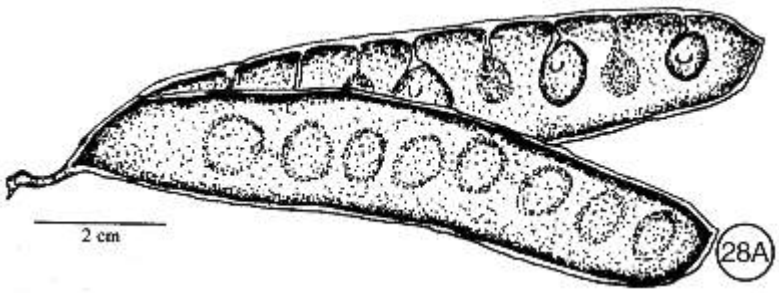
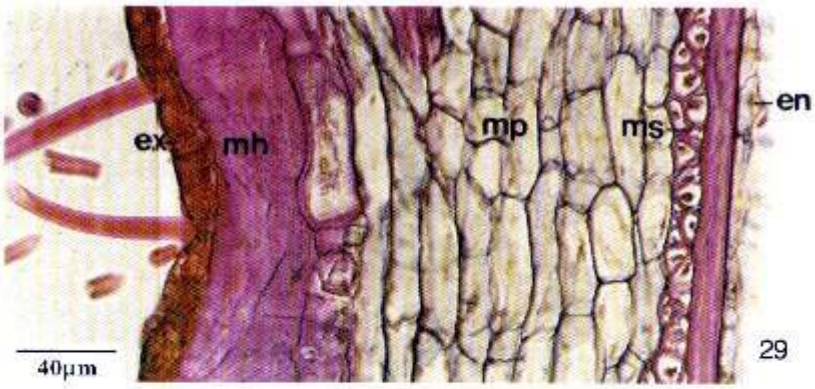


Figura 14.27 – Drupa de *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez. A – Aspecto geral do fruto. B – Seção longitudinal do fruto. C – Pormenor do pericarpo indicado na Figura 14.27 – B. co = cotilédones; cp = cúpula; en = endocarpo; ex = exocarpo; fm = fruto maduro; me = mesocarpo; te = tegumento seminal.







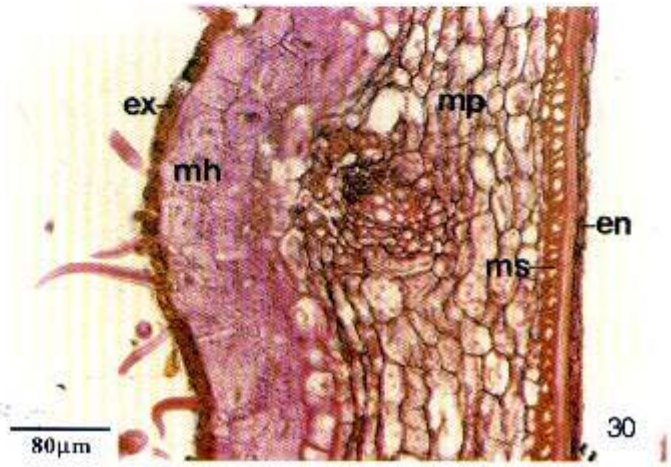
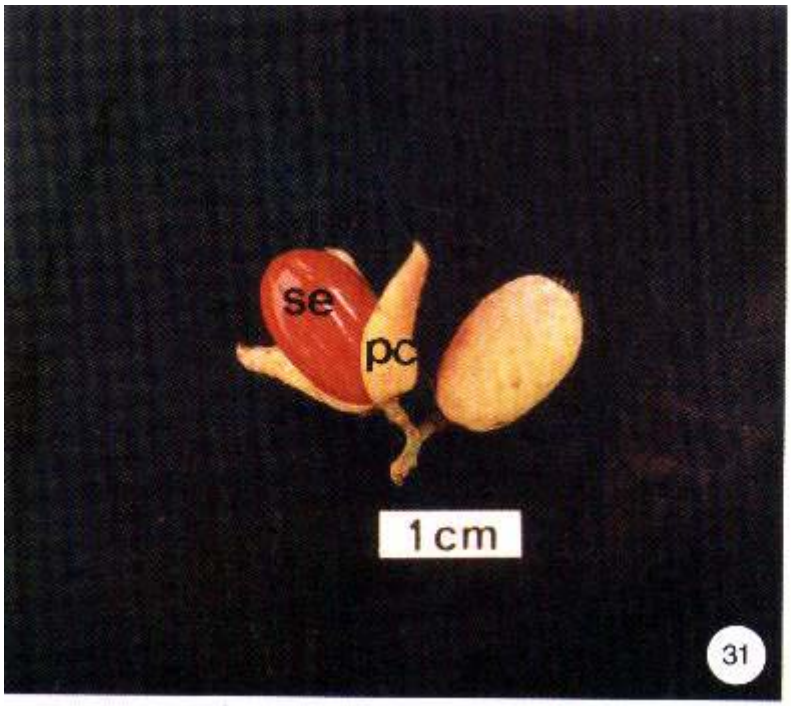
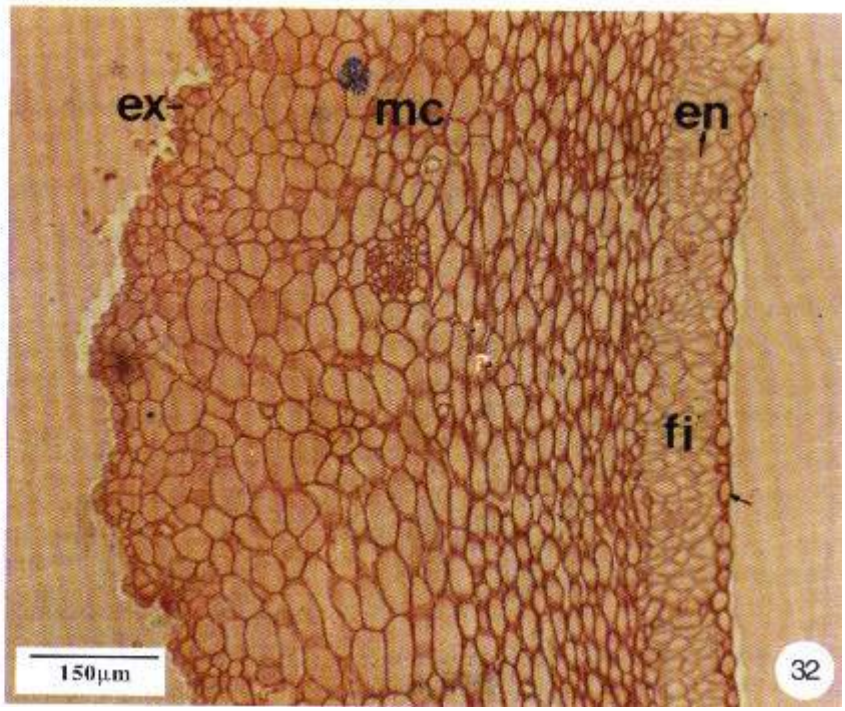


Figura 14.28 a 14.30 – Legume de *Acacia paniculata* Willd. A – Aspecto geral do fruto aberto. B – Diagrama da seção transversal do fruto. 14.29 e 14.30 – Pormenores anatômicos do pericarpo indicados na Figura 28 – B. es = cavidade seminal; en = endocarpo; ex = exocarpo; fd = feixe dorsal; fm = feixe mesocárpico; fv = feixes ventrais; mh = mesocarpo hipodérmico; mp = mesocarpo parenquimático; ms = mesocarpo esclerenquimático; se = semente.





Figuras 14.31 e 14.32 – Cápsula de *Trichillia catigua* A. Juss. 14.31 -Aspecto geral de frutos aberto e fechado. 14.32 – Pormenor anatômico do pericarpo. en = endocarpo; ex = exocarpo; fi = fibras; me = mesocarpo; pc = pericarpo; se = semente.

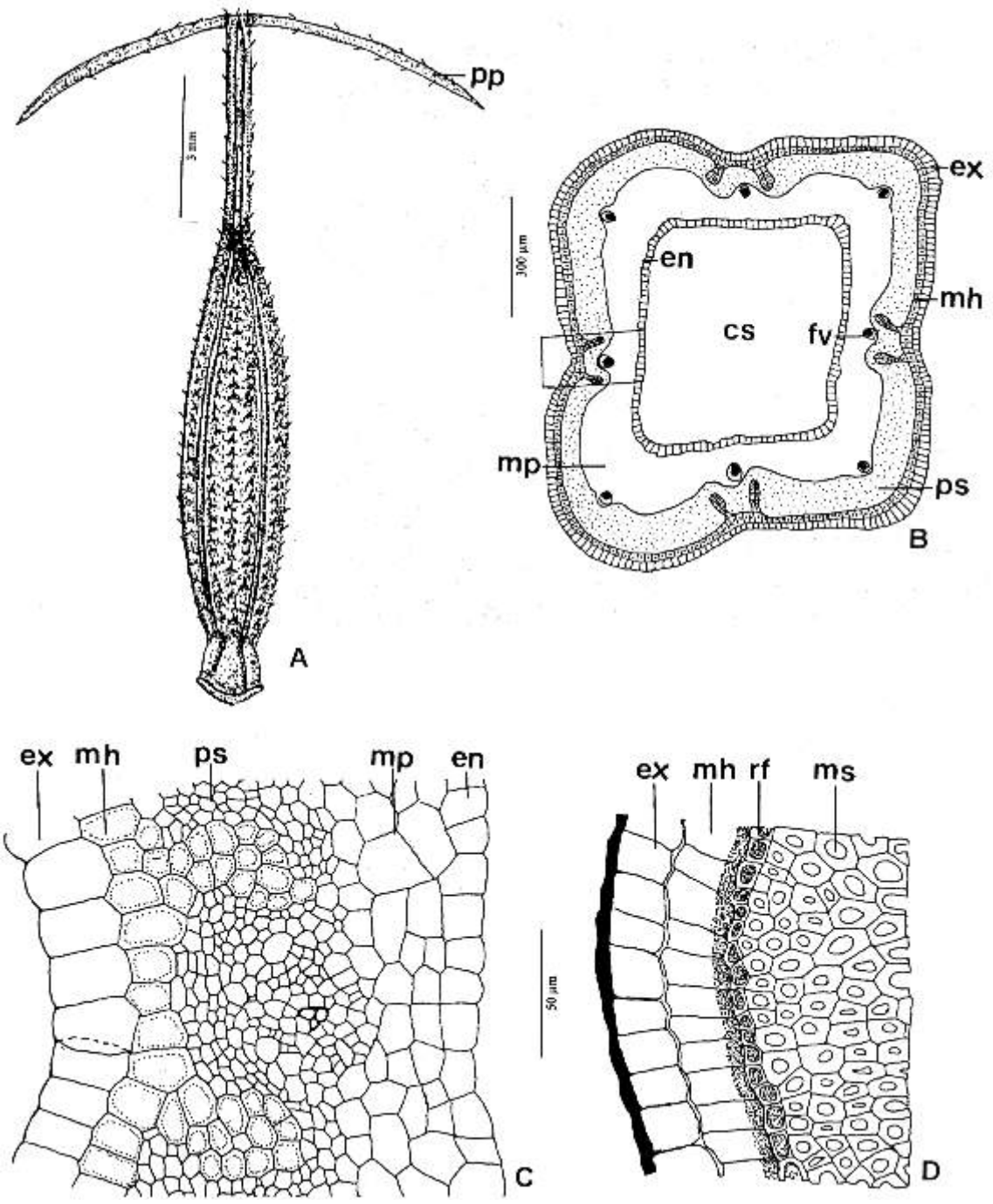


Figura 14.33 – Aquênio de *Bidens sulphurea* Sch. Bip. A – Aspecto geral do fruto. B – Diagrama da seção transversal do fruto jovem. C – Pormenor anatômico do pericarpo indicado na Figura 14.33 – B. D – Pormenor do pericarpo maduro, es = cavidade seminal; en = endocarpo; ex = exocarpo; fv = feixe vascular; mh = mesocarpo hipodérmico; mp = mesocarpo parenquimático; ms = mesocarpo esclerenquimático; p[illegible] papus; ps = precursor do mesocarpo esclerenquimático; rf = regiã depósito de fitomelana.

Capítulo 15

Semente

Célia Massa Beltrati[2]
Adelita Aparecida Sartori Paoli[1]

O termo semente é usado, em geral, para designar o conjunto formado por um esporófito jovem – o embrião (em algum estádio de desenvolvimento) -, um tecido de reserva alimentar - o endosperma (algumas vezes, o perisperma ou parte do próprio embrião) - e um envoltório protetor.

O embrião, juntamente com as estruturas que o rodeiam, constitui a unidade de dispersão, ou diásporo, que tanto pode ser uma semente, um fruto ou, ainda, uma estrutura mais complexa. A semente constitui, portanto, a unidade reprodutiva das espermatófitas (gimnospermas e angiospermas), cuja função se relaciona com a dispersão e a sobrevivência das espécies.

Tanto nas gimnospermas como nas angiospermas, a semente é iniciada como resultado da fecundação da oosfera, contida no óvulo. Portanto, o precursor da semente é o óvulo, caracterizado como um megasporângio tegumentado, em cujo interior é produzido o megásporo funcional, que nunca é libertado pela deiscência do esporângio, mas cresce e dá origem ao gametófito feminino, onde é produzida a oosfera. Este fenômeno de retenção do megásporo, denominado endosporia, é um pré-requisito essencial para o desenvolvimento da semente.

O termo "gimnosperma", que literalmente significa "semente nua", refere-se ao fato de que, nas gimnospermas, os óvulos e, posteriormente, as sementes não são encerrados no interior de um carpelo, como nas angiospermas, mas nascem expostos sobre esporófilos, escamas ou estruturas equivalentes. Após a fecundação, o zigoto produz o embrião, e este permanece envolvido pelo tecido nutritivo do gametófito feminino (endosperma primário), enquanto o tegumento do óvulo dá origem ao tegumento da semente. A estrutura completa desprende-se da planta-mãe e, finalmente, germina para produzir a nova planta. Assim, do ponto de vista da alternância de gerações, uma semente de gimnosperma é uma notável combinação de duas gerações esporofíticas e uma gametofítica:

[2] Departamento de Botânica, IB, UNESP, Cx. Postal. 199. 13506-900 Rio Claro, SP

o envoltório da semente é diplóide e representa uma parte do esporófito prévio; o tecido nutritivo constitui o gametófito feminino haplóide, e o embrião, a nova geração esporofítica diplóide (Fig. 15.1 – A).

Nas angiospermas, a semente provém do óvulo como resultado de um processo conhecido como dupla fecundação, em que um dos gametas masculinos se une ao núcleo da oosfera (singamia), dando origem ao zigoto diplóide e posteriormente ao embrião (novo esporófito), enquanto o outro se funde com os dois núcleos polares do saco embrionário (fusão tripla), dando origem ao endosperma triplóide.

Desenvolvimento da Semente de Angiosperma

Óvulo (rudimento seminal)[3]

O óvulo é uma emergência da lâmina carpelar, no interior da qual se origina o tecido megasporígeno e, posteriormente, o saco embrionário. Constituído de um corpo central de tecido, o nucelo, com células esporígenas e vegetativas, é envolvido por um ou dois tegumentos e apresenta um pedúnculo denominado funículo, por meio do qual se une à placenta. A parte do funículo que fica adnata ao nucelo é denominada rafe, e a região abaixo do nucelo, onde os tegumentos confluem com o funículo, calaza. No ápice dos tegumentos há uma abertura em canal, a micrópila, que dá passagem ao tubo polínico. A abertura deixada pelo tegumento interno é chamada endóstoma, e a deixada pelo externo, exóstoma. Muitas vezes o tegumento externo não atinge o ápice.

A superfície do primórdio ovular é provida de cutícula, a qual, após a formação dos tegumentos, apresenta três camadas: a externa, sobre a superfície do tegumento externo e do funículo; a mediana, entre os dois tegumentos; e a interna, entre o tegumento interno e o nucelo. Essas cutículas podem persistir na semente madura.

A morfologia do óvulo pode variar, mas, em geral, alguns apresentam saco embrionário reto, e outros, curvo.

Óvulos com saco embrionário reto

• Ortótropo, ou átropo (Fig. 15.2 – A) – Óvulo que apresenta a micrópila, o funículo e a calaza no mesmo eixo vertical. É ereto, com micrópila distai e funículo curto ou ausente. E

[3] Alguns autores consideram o termo óvulo inapropriado devido à confusão gerada pela falta de homologia entre os óvulos do Reino Animal e os do Reino Vegetal. Nos animais, o óvulo é um gameta, uma célula haplóide. Por outro lado, o óvulo das plantas não é uma estrutura gametofítica, mas inclui partes estéreis do esporófito e o ginosparângio (nucelo), os quais envolvem o gametófito feminino. O fato de, posteriormente, o gametófito depender nutricionalmente da planta-mãe (esporófito} não justifica a analogia do termo. Portanto, o termo **rudimento seminal** tem sido utilizado em substituição ao termo óvulo. Nesse livro, ambos os termos: óvulo e rudimento seminal são apresentados, pois, na literatura internacional, o termo óvulo continua a ser empregado, e há necessidade de informar o leitor sobre essa proposta de alteração da terminologia

encontrado em Cistaceae, Polygonaceae, Piperaceae, Urticaceae, bem como na maioria das gimnospermas.

• Anátropo (Fig. 15.2 - B) - Óvulo invertido, como resultado de crescimento intercalar do funículo, provocando uma curvatura de aproximadamente 180°. O nucelo e o saco embrionário não sofrem curvatura, e a micrópila fica voltada para a placenta. É o mais comum entre as angiospermas.

• Hemítropo, ou hemianátropo (Fig. 15.2 - C) - Óvulo que apresenta uma curvatura de 90° em relação à sua base, que não afeta o saco embrionário. E encontrado em *Ranunculus e* em *Esenbeckia febrífuga.*

Óvulos com saco embrionário curvo

• Campilótropo (Fig. 15.2 - D) - Óvulo que se encurva de maneira que a micrópila e a calaza não ficam opostas e o saco embrionário sofre leve curvatura, tomando aspecto reniforme. É comum nas Capparidaceae, Caryophylaceae, Geraniaceae, Apocynaceae e Verbenaceae.

• Anfítropo (Fig. 15.2 - E) - Óvulo que se encurva fortemente, afetando tanto a nucelo como o saco embrionário, e este toma a forma de ferradura. Está presente em algumas Alismaceae, Butomaceae e nas Centrospermae. Alguns autores, porém, não reconhecem o tipo anfítropo e preferem utilizar o termo campilótropo para todos os óvulos com saco embrionário curvo.

Em certas plantas, os óvulos mostram considerável variação na sua estrutura, sendo alguns desprovidos de tegumentos.

Semente Madura

Na semente madura (Figs. 15.1 - B a D e 15.5), o embrião, a partir do exterior, é envolvido por diversas camadas: um ou dois tegumentos, remanescentes do tecido nucelar (ou perisperma) e endosperma. Esse conjunto de camadas, exceto o endosperma, consiste de tecido diplóide, originário da planta-mãe.

Em uma semente bitegumentada (Fig. 15.5) estão presentes a testa (tegumento externo) e o tégmen (tegumento interno). No ápice de cada tegumento a micrópila pode ser vista, superficialmente, como um pequeno poro, ou pode ser fechada. Do mesmo modo que no óvulo, a abertura deixada pelo tegumento interno é chamada endóstoma, e a deixada pelo externo, exóstoma. Nas sementes unitegumentadas considera-se que existe apenas a testa. Em alguns casos extremos (Santalaceae, Loranthaceae), as sementes são ategumentadas.

A rafe é um prolongamento do funículo e contém um feixe vascular que, em geral, termina na calaza, mas pode emitir prolongamentos ou ramificar-se. A rafe pode ser observada externamente no tegumento da semente, como uma saliência ou depressão, e só existe nas sementes originárias de óvulos anátropos, nos quais é longa, e de campilótropos, onde é curta, já que nas sementes ortótropas a calaza e o hilo se superpõem. A face oposta à rafe, para efeito descritivo, é chamada de anti-rafe.

A cicatriz resultante da abscisão da semente é denominada hilo e tem forma, coloração e posição geralmente constantes em cada espécie.

Internamente aos tegumentos, algumas vezes, persiste na semente madura uma camada de tecido constituída por remanescentes do nucelo, que em certos casos pode avolumar-se e acumular reserva alimentar, dando origem ao perisperma.

Na maioria das sementes, envolvendo o embrião, há um tecido de reserva, o endosperma, que pode permanecer na semente madura - semente endospérmica ou albuminosa (Fig. 15.1 - B) -, ou ser total ou parcialmente consumido pelo embrião em desenvolvimento - semente exendospérmica ou exalbuminosa (Fig. 15.1 - D). Nesse caso, os materiais de reserva podem acumular-se nos cotilédones, no eixo hipocótilo-radícula ou em ambos, e o embrião preenche toda a cavidade delimitada pêlos envoltórios da semente. Tanto o perisperma como o endosperma podem estar presentes na mesma semente (Fig. 15.1 - C), como ocorre, por exemplo, em beterraba *(Beta vulgarís}*.

O embrião situa-se em oposição à micrópila e consiste, geralmente, de um eixo (eixo hipocótilo-radícula), constituído por uma porção caulinar, o hipocótilo; um rudimento de raiz, a radícula; e uma ou duas folhas modificadas, os cotilédones. Quando dois cotilédones estão presentes (dicotiledôneas), o meristema ou a gema apical do caule (plúmula) encontra-se entre eles e, quando há apenas um cotilédone terminal (monocotiledôneas), a posição da plúmula é considerada lateral (Figs. 15.11 - A e 15.11 - B).

As sementes variam em tamanho, forma, coloração e aspecto superficial da testa. Estas variações são de grande importância na sua identificação (Fig. 15.3). O peso das sementes pode variar muito também, desde a minúscula semente de orquídea, que pode pesar dois microgramas, até a da leguminosa *Mora oleifera,* possivelmente a mais pesada, podendo exceder a um quilograma. O fruto unispermo de *Lodoicea maldivica* (Paimae) pesa mais de 20 quilogramas.

A estrutura e a consistência dos tegumentos variam muito, podendo estes ser mais tênues, membranáceos, papiráceos e coriáceos, ou muito resistentes, córneos ou pétreos. Podem ser também carnosos ou possuir camadas mucilaginosas, que, em contato com a água, incham-se, formando grandes quantidades de mucilagem (ex.: *Linum usitatissimum, Magonia pubescens, Jacaratia spinosa* (Figs. 15.3 - T e 15.3 - U)). As funções desses depósitos de mucilagem parecem ser de aderência a animais e fixação da semente ao solo, como em locais úmidos de regiões áridas.

O tegumento pode ter coloração uniforme, nos tons castanho, preto, cinza, branco, vermelho, amarelo- esverdeado etc., porém observa-se nítida predominância da cor marrom, sendo as demais cores pouco freqüentes e, em geral, relacionadas à dispersão por animais. Mais da metade das sementes têm coloração que varia de marrom a preto. O tegumento algumas vezes pode ser variegado (Figs. 15.3 - D e 15.3 - G) ou bicolor (Figs. 15.3 – B e 15.3 – C). A semente de *Ormosia arbórea* (Fig. 15.3 - C), cuja testa é em parte preta e em parte vermelho-vivo, é um bom exemplo de tegumento bicolor. Tal semente é chamada mimética, porque a porção vivamente colorida da testa parece simular um arilo.

Na superfície da testa, em algumas famílias como leguminosas e cucurbitáceas, pode ser observado o pleurograma, que é uma linha circular ou elíptica (pleurograma

fechado) ou em forma de U invertido (pleurograma aberto - Fig. 15.10 - C), localizada lateralmente.

Existem diversos apêndices e estruturas especiais que se desenvolvem já a partir do óvulo, em sua maioria relacionados com o tipo de dispersão das sementes. Os mais importantes são as asas, os pêlos, os apêndices carnosos (arilo, arilóide, carúncula, estrofíolo) e a sarcotesta.

A asa, ou ala (Figs. 15.3 - H a M), é uma expansão local da testa ou do envoltório da semente, raramente provida de feixes vasculares, ao contrário das asas dos frutos, quase sempre densamente vascularizadas. As sementes aladas são quase sempre anemocóricas, isto é, dispersadas pelo vento, e ocorrem, por exemplo, em *Cariniana estrellensis, Luehea diuaricata e* em muitas bignoniáceas.

A presença de pêlos (geralmente simples e unicelulares) nas sementes (Figs. 15.3 - N a Q), em geral, também representa uma adaptação à anemocoria, ou um aumento de superfície para hidrocoria (dispersão pela água) e adesão das sementes por ganchos (epizoocoria -sementes dispersadas por animais, aderidas externamente). Os pêlos podem aparecer dispersos na superfície da semente, como em algodão (*Gossypium herbaceum* - Fig. 15.3 - O), podem formar um ou dois tufos laterais (coma), como em Asclepiadaceae (Fig. 15.3 - P) e Apocynaceae (Fig. 15.3 - Q), ou formar uma coroa, como em *Cochlospermum.*

Em certas sementes, como as de *Jacaratia spinosa* (Fig. 15.3 - R), mamão (Cancã papaya), *Inga* fagifolia, romã *(Punica granatum),* a testa (ou a parte externa da testa) mostra-se carnosa e comestível, sendo denominada sarcotesta (Fig. 15.4 - E). A presença da sarcotesta está relacionada com a zoocoria (dispersão de sementes por animais).

A semente desenvolve diversos tipos de apêndices carnosos (Fig. 15.4 - A a E), como arilo, arilóide, carúncula e estrofíolo, que já podem estar presentes no óvulo, na forma de primórdios.

O arilo (Fig. 15.4 - A) é definido como um apêndice carnoso do funículo, polposo, em geral de coloração viva, relacionado com a zoocoria. Em certas leguminosas, como *Stizolobium aterrimum* (Fig. 15.3 - F), o arilo apresenta-se como um anel carnoso branco em torno do hilo, e em *Swartzia simplex* (Fig. 15.3 - A), é um apêndice de coloração branca, contrastando com a testa negra. Em maracujá *(Passiflora),* o arilo envolve totalmente a semente e suas células são ricas em óleo, amido e cromoplastos vermelho-amarelados. Em Sapindaceae, por exemplo, o arilo apresenta-se como uma estrutura carnosa e muito recortada, que reveste quase toda a semente.

O termo arilo, muitas vezes, tem sido usado de maneira imprópria, para designar qualquer parte carnosa da semente, até mesmo a sarcotesta.

Uma excrescência pode ter origem ao redor do poro micropilar e quando é extensa e envolve parcial ou totalmente a semente, como em Myristicaceae, é denominada arilóide (Fig. 15.4 - B), mas quando pequena e originada no topo do tegumento externo, como ocorre, caracteristicamente, em *Euphorbia e Ricinus, é* chamada carúncula (Figs. 15.3 -G e 15.4-C).

O termo estrofíolo é utilizado para os casos em que os tecidos carnosos são restritos a cristas, ao longo da rafe (Fig. 15.4 - D), como ocorre em *Chelidonium* e em algumas

Sapindaceae. Alguns autores utilizam o termo elaiossomo para designar partes carnosas e comestíveis de sementes dispersadas por formigas. Sua coloração é amarela ou branca e, morfologicamente, pode ser um apêndice do exóstoma (arilóide ou carúncula), da rafe (estrofíolo) ou da calaza. E encontrado em Amaryllidaceae, Liliaceae e algumas outras famílias.

Tipos de Sementes

A forma geral da semente (Fig. 15.5 - A a H) depende do tipo de óvulo do qual provém; no entanto, durante o desenvolvimento, pode haver considerável mudança na posição relativa das diversas estruturas ovulares, dando origem a variações. Um mesmo tipo de óvulo pode originar sementes de diferentes características.

O óvulo anátropo, que ocorre em cerca de 80% das famílias de angiospermas, em geral dá origem à semente anátropa (Fig. 15.5 - B), na qual o hilo está situado próximo à micrópila, a rafe e a anti-rafe equivalem em extensão e o embrião é reto. Em alguns casos, porém, a partir de um óvulo anátropo, a anti-rafe desenvolve-se mais que a rafe, e a semente torna-se curvada ou campilótropa (Fig. 15.5 - E). Se, ao contrário, a rafe se estende mais que a anti-rafe, forma-se uma semente obcampilótropa (Fig. 15.5 - C). Esta semente pode também ser originária de óvulo campilótropo, como em *Bauhinia forficata.* A semente ortótropa (Fig. 15.5 - D) desenvolve-se do óvulo ortótropo. Neste caso, a semente é radialmente simétrica, não existe rafe, e o hilo situa-se na extremidade oposta à micrópila. Um exemplo de semente ortótropa é a de *Piper nigrum.*

Uma variação curiosa é a semente hilar (Fig. 15.5 - F), proveniente de óvulo campilótropo, na qual o hilo se torna bastante extenso, podendo ocupar a maior parte da circunferência dessa semente, como em *Mucuna urens,* em que tanto a rafe quanto a anti-rafe permanecem curtas. O óvulo hemítropo pode dar origem à semente hemítropa (Fig. 15.5 - G) ou à pré-rafeal (Fig. 15.5 - H), na qual a micrópila é deslocada para longe do hilo, e o que parece ser a rafe, devido à presença de um feixe vascular similar ao da rafe, é a pré-rafe. Sementes pré-rafeais são típicas das Connaraceae. Existem, ainda, as sementes paquicalazais (Fig. 15.5 - A), em que a calaza cresce em todas as direções. Como esse crescimento intercalar ocorre abaixo do ponto de inserção dos tegumentos, o tecido calazal substitui parcial ou totalmente os tegumentos da semente, ficando estes restritos à região micropilar da semente, em estado mais ou menos vestigial. Como exemplo de semente paquicalazal pode-se citar a de *Trichila catigua* (Meliaceae).

Envoltórios da Semente

O óvulo é a semente embrionária, cujas células são pequenas, isodiamétricas, e de paredes finas, com núcleos grandes e poucos vacúolos pequenos. Os feixes vasculares são na maioria representados por cordões procambiais; os espaços intercelulares, se existem, são diminutos; e os estômatos, se presentes, são rudimentares. Após a fecundação, as células retomam seu crescimento, dividem-se, aumentam de tamanho e se diferenciam, formando espaços intercelulares. Os feixes vasculares tornam-se funcionais, e um suprimento vascular bastante elaborado pode desenvolver-se na testa. No decorrer do processo são

formadas camadas de tecidos mecânicos, em certas partes dos tegumentos da semente, com posição e estrutura características. Excrescências ou apêndices, como arilos e asas, são muitas vezes formados. No final, morrem os tecidos que circundam o endosperma e o embrião; a micrópila, a calaza e o hilo são obliterados, e, como resultado desta senescência, complexas mudanças químicas e estruturais ocorrem no envoltório da semente, dificultando a interpretação da estrutura dessas camadas.

Como já mencionado, as camadas que envolvem o embrião, a partir do exterior, são os tegumentos (um ou dois), os remanescentes do nucelo (ou, algumas vezes, o perisperma) e o endosperma.

Tegumentos

O desenvolvimento dos tegumentos da semente tem início no momento em que ocorre *a* fecundação. A maneira como esses tegumentos se desenvolvem constitui importante conjunto de características da espécie, e o seu conhecimento é essencial para a correta interpretação anatômica da semente madura. Estruturas aparentemente idênticas podem ter origens ontogênicas diversas.

O crescimento da parede do óvulo, ao se transformar nos tegumentos da semente, ocorre principalmente através de divisões celulares, de crescimento celular, ou de uma combinação de ambos.

As divisões celulares podem ser predominantemente periclinais, aumentando o número de camadas de células, ou anticlinais, aumentando o número de células em cada camada. Em muitos casos, porém, a maioria das divisões ocorrem em uma camada especial de células meristemáticas, epidérmicas ou subepidérmicas.

As células podem crescer uniformemente ou sofrer um alongamento unidirecional tanto no sentido radial, formando uma camada paliçádica de células prismáticas, com facetas hexagonais, quanto no sentido tangencial, formando células tubulares, ou fibras de orientação paralela ou transversal ao eixo longitudinal da semente. Pêlos epidérmicos uni ou multicelulares também podem ocorrer.

A diferenciação das células meristemáticas do óvulo pode levar à formação de tecidos diversos. Desse modo, diferentes tipos de células contribuem como elementos estruturais dos envoltórios das sementes, dispostos em camadas ou arranjados em grupos, como elementos idioblásticos.

Células parenquimáticas funcionam no armazenamento das reservas que serão utilizadas no amadurecimento ou dão origem a clorênquimas ou a aerênquimas. Elementos mecânicos que conferem rigidez aos envoltórios das sementes, como células esclerenquimáticas (esclereídes, fibras ou tipos intermediários), cujas paredes podem ser lignificadas, formam camadas ou se dispõem de maneira esparsa. Tecido colenquimatoso é raro nos envoltórios das sementes e, quando aparece, é restrito às camadas interepidérmicas da testa ou do tégmen, como em algumas Rutaceae.

Células taniníferas desenvolvem-se, com freqüência, nas camadas mais externas das sementes e parecem estar relacionadas à proteção contra predadores e microrganismos, ao aumento da dureza dos tegumentos e à atribuição de cor à semente. Cristais, em geral, de oxalato de cálcio, solitários de formas variadas, ou agrupados, constituindo drusas, ráfides e areia cristalina, podem ocorrer em diversas partes dos tegumentos das sementes. A presença de uma calota de células com paredes suberificadas é comum na região da calaza. Estas células podem, também, estar presentes nos tegumentos de sementes hidrocóricas; neste caso, formam camadas impermeabilizantes nos tecidos flutuadores, evitando a entrada de água.

Tecidos secretores são raros nos tegumentos das sementes, mas laticíferos e canais de resina são encontrados, por exemplo, em Clusiaceae (P/atonia insignis); idioblastos oleíferos ocorrem, por exemplo, em Lauraceae e Meliaceae *(Cedrela fissilis);* cavidades mucilaginosas apresentam-se na testa e no tégmen de certas Sterculiaceae e no tégmen de algumas Ebenaceae.

Estômatos foram observados na epiderme externa da testa em cerca de 30 famílias de angiospermas, como nas Magnoliaceae. Pouco se conhece da função desses estômatos, mas parece que possibilitam trocas gasosas para a fotossíntese.

No óvulo, o tecido vascular pode ser representado por cordões procambiais ou por feixes mais diferenciados (Fig. 15.2 - A a E); entretanto, o sistema vascular forma-se principalmente durante o desenvolvimento da semente. O suprimento vascular, na semente, é quase sempre restrito à testa.

Sementes de famílias primitivas, em geral, são relativamente grandes e têm sistema vascular extenso, havendo um feixe rafeal que termina em leque na região calazal ou emite extensões pós-calazais. Em muitas famílias, porém, há apenas um feixe pós-calazal; dessa forma, a semente é circundada, no plano mediano, por um único feixe não-ramificado, que vai do hilo até a calaza e depois se estende até a micrópila, como ocorre tipicamente em leguminosas (Caesalpinioideae e Mimosoideae). Grupos mais avançados, como nas Sympetalae, têm sementes mais simples, pequenas e pouco vascularizadas, nas quais um feixe vascular único liga o funículo à calaza. Nas sementes paquicalazais, como nas Meliaceae e Tropaeolaceae, observa-se uma rede de feixes vasculares de origem calazal.

Pela classificação de Corner (1976), atualmente bastante utilizada pêlos anatomistas de sementes, o caráter distintivo básico do envoltório da semente está primeiramente na posição e, a seguir, na estrutura da principal camada de tecido mecânico presente, composta de células de paredes grossas, mas não necessariamente lignificadas.

As sementes que apresentam as características distintivas na testa são denominadas testais e as que têm o tégmen característico, tégmicas (Fig. 15.6 - D e E).

Dentro dessas duas categorias, com base na posição que ocupam as principais camadas mecânicas, podem-se distinguir sementes exotestais (Fig. 15.6 - A), mesotestais (Fig. 15.6 - B) e endotestais (Fig. 15.6 - C); e sementes exotégmicas (Fig. 15.6 - D), mesotégmicas e endotégmicas (Fig. 15.6 - E), além de combinações desses tipos.

Em muitas sementes, os tegumentos não apresentam uma camada mecânica evidente. Este caráter ocorre freqüentemente em famílias avançadas, cujos frutos são indeiscentes, especialmente drupáceos. Entre as monocotiledôneas a diversidade é muito menor que entre as dicotiledôneas. Podem-se distinguir sementes exotestais e endotestais, mas muito poucas são tégmicas.

- Sementes Testais - A principal camada de tecido mecânico está presente na testa. Subdividem-se em exotestal, mesotestal e endotestal.

- Exotestal — A epiderme externa da testa forma uma camada paliçádica rígida (exotesta), cujas células são providas de espessas paredes que podem ou não ser lignificadas (macroesclereídes ou células de Malpighi), como ocorre, caracteristicamente, nas leguminosas (Fig. 15.7 - A). As células da exotesta podem ser encurtadas (braquiesclereídes), como em *Eucalyptus umbra* (Fig. 15.7 - B), ou alongadas longitudinalmente, diferenciando-se em fibras, como em Podophylaceae, ou em fibrosclereídes, como em Bignoniaceae (Fig. 15.7 - C). Nas sementes exotestais, caracteristicamente, o tégmen e o restante da testa têm pouca ou nenhuma especialização mecânica e são, em geral, amassados pela expansão do endosperma e do embrião.

A exotesta rígida encontra-se na maioria das sementes ariladas, sendo uma nítida adaptação à zoocoria, uma vez que, por sua resistência, permite o trânsito da semente através do trato intestinal do animal, sem danos ao embrião.

- Mesotestal - A mesotesta torna-se parcial ou totalmente esclerificada, apresentando esclereídes cúbicos, como em goiaba *(Psidiumguajava-* Fig. 15.7 - D), ou algo alongados tangencialmente, e o restante do envoltório da semente não mostra especialização. Pode haver, também, uma camada paliçádica na hipoderme externa (Peoniaceae). As sementes de Annonaceae, por exemplo, cuja mesotesta apresenta fibras cruzadas, estão também incluídas nessa categoria.

- Endotestal — Esta semente mostra grande variação em seus espessamentos parietais e no seu conteúdo. A endotesta pode constituir uma camada paliçádica, como em *Esenbeckia febrífuga* - Rutaceae (Fig. 15.7 - E); uma camada uni *(Eucaíyptus citriodora*) ou pluristratificada de braquiesclereídes (Magnoliaceae, Vitaceae), ou ainda como uma camada uni ou pluristratificada de células tangencialmente alongadas, providas de espessamentos parietais helicoidais que lembram traqueídes (Lauraceae, Combretaceae).

Uma característica interessante da epiderme interna da testa, nas sementes de muitas famílias, é a presença de um ou mais cristais de oxalato de cálcio em cada uma das células que a compõem, constituindo uma endotesta cristalífera (Figs. 15.8 - A e 15.9 - B).

A falta de lignificação na parte externa da testa leva ao desenvolvimento da sarcotesta. Nas sementes sarcotestais, a parte externa da testa (ou toda ela) é polposa e, com freqüência, suculenta e comestível. Estas sementes podem ser testais e, ou, tégmicas, já que sob a sarcotesta geralmente ocorrem camadas lignificadas. Na semente de romã *(Punica granatum* - Punicaceae), a sarcotesta é translúcida e aquosa, a mesotesta é esclerótica e a epiderme interna não é especializada. O tégmen tem sua epiderme externa como uma camada compacta de células de paredes lignificadas, providas de espessamentos helicoidais, e a epiderme interna, de paredes finas. Em *Caríca* (Caricaceae), a sarcotesta é originada por divisões periclinais da epiderme externa da testa. O mesmo ocorre em *Jacaratia spinosa* (Fig. 15.8 – A e B).

-Sementes Tégmicas - A principal camada de tecido mecânico está presente no tégmen. Subdividem-se em exotégnica, mesotégnica e endotégnica.

- Exotégmica - A epiderme externa do tégmen pode ocorrer como uma camada de células prismáticas, isodiamétricas ou oblongas, como em Malvales (Fig. 15.9 -A); ou pode ser uma camada de fibras, dispostas em sentido longitudinal na semente. As espessas paredes dessas fibras são geralmente reticuladas, mas, em certas famílias, o espessamento é helicoidal ou anular, lembrando traqueídes (Combretaceae, Punicaceae e Trapaceae). Em *Trichilia pallida* (Meliaceae), o exotégmen é multisseriado (Fig. 15.9 - B) e constituído de fibrosclereídes.

- Mesotégmica - E muito rara a semente exclusivamente mesotégmica, onde nenhuma das epidermes apresenta especializações mecânicas, como ocorre em algumas Capparidaceae e Chlorantaceae.

- Endotégmica - Poucos são os exemplos de sementes verdadeiramente endotégmicas. Neste caso, o endotégmen pode constar de uma camada paliçádica curta ou de uma camada de braquiesclereídes, como em Piperaceae, Nandinaceae (Fig. 15.9 - C) e Tiliaceae.

Quando presente, a camada endotégmica ocorre comumente associada ao exotégmen (sementes exoendotégmicas), como em Piperaceae, Podostemaceae, Rafflesiaceae e Saururaceae.

Não há critérios absolutos para distinguir as várias camadas. A função dessas camadas celulares com paredes espessadas no tegumento da semente não é restrita à proteção mecânica, mas pode também ser de impermeabilização à água e ao oxigênio, proteção contra a entrada de microrganismos, armazenamento de água ou produção de mucilagem.

Remanescentes do Nucelo e Perisperma

O nucelo, em geral, é digerido pouco a pouco, durante o desenvolvimento do endosperma e do embrião, podendo haver apenas algumas camadas remanescentes, em geral comprimidas e indistintas. Em algumas famílias, porém, após a fecundação, as células do nucelo retomam a sua atividade e acumulam material nutritivo, dando origem a um tecido de reserva, o perisperma. Nesse caso, o endosperma pode ser inteiramente substituído pelo perisperma, como em Caryophyllales e Cannaceae, ou apenas parcialmente, em Zingiberaceae, Piperaceae (Fig. 15.1 - C) e Nympheaceae.

Endosperma

O endosperma pode ser consumido pelo embrião em desenvolvimento logo após a sua formação, como ocorre nas espécies em que o embrião é provido de cotilédones volumosos, nos quais se acumulam as reservas da semente. Quando persiste, o endosperma desempenha dupla função: acumular reservas para o desenvolvimento do embrião e absorver material nutritivo depositado em outras partes do óvulo.

O tipo de reserva e a consistência do endosperma são variáveis. Em geral, as células têm paredes finas e o material de reserva localiza-se no seu interior. São comumente encontrados grãos de amido (endosperma amiláceo), muitas vezes associados a proteínas em grânulos amorfos (glúten) ou em grãos de aleurona. Nas cariopses de cereais (Fig. 15.10 - H), as células do

endosperma contêm grãos de amido e glúten; já os grão de aleurona se restringem apenas à sua camada mais externa (camada de aleurona). Em *Ricinus*, todo o endosperma contém grãos de aleurona. Quando as células são ricas em material lipídico, como em Euphorbiaceae e Papaveraceae, o endosperma é oleaginoso.

Em alguns casos, o endosperma é de consistência córnea e as substâncias de reserva são armazenadas nas paredes celulares, constituídas de camadas superpostas de celulose ou de hemicelulose, que conferem ao tecido uma consistência duríssima, como em marfim-vegetal *(Phytelephas macrocarpa)*. Quando os depósitos celulósicos são menos compactos que no caso anterior (por exemplo, Liliaceae e Tiphaceae), o endosperma é carnoso.

As paredes celulares do endosperma podem ser formadas por diversos compostos que, em contato com a água, têm a capacidade de absorvê-la em grande quantidade e de se intumescer, constituindo massas mucilaginosas, como em certas leguminosas e convolvuláceas - endosperma mucilaginoso.

Algumas vezes o endosperma se apresenta sulcado ou irregular - endosperma ruminado. A ruminação pode resultar de invaginações dos tecidos externos (nucelo ou tegumentos) para o seu interior, como em Annonaceae - (Fig. 15.10 -A), Aristolochiaceae, Palmae e Vitaceae; ou do alongamento desigual das células do tegumento da semente *(Passiflora* sp.); ou ainda da atividade do próprio endosperma que digere o nucelo, causando irregularidades na superfície interna dos envoltórios da semente *(Coccoloba, Diospyros* e *Myristica*). A presença de endosperma ruminado é um caráter conhecido em 32 famílias de angiospermas.

Embrião

Após a fecundação, o zigoto entra em repouso por um período variável, desde poucas horas até muitas semanas ou meses, quando então inicia uma série de divisões celulares, dando origem ao embrião. A presença de mais de um embrião em uma semente é denominada poliembrionia e ocorre, por exemplo, em *Mangifera indica e* em muitas espécies de *Citrus*.

Os dois estádios principais do desenvolvimento do embrião são o proembrião e o embrião propriamente dito. O termo proembrião é comumente utilizado para designar os primeiros estádios em que o embrião consta de poucas células, mas é também usado, mais apropriadamente, para cobrir todos os estádios do embrião, enquanto este permanece radialmente simétrico, antes que se inicie a diferenciação dos cotilédones e do eixo embrionário.

O embrião das dicotiledôneas, durante o seu desenvolvimento, passa pêlos estádios linear, globular, trapezoidal, cordiforme e de torpedo. Esses termos referem-se à forma que ele adquire à medida que aumenta em número de células. No estádio globular, diferencia-se claramente um corpo principal (embrião propriamente dito), do qual se forma o corpo do embrião maduro e uma porção basal, o suspensor, de forma e tamanho variáveis. As principais funções atribuídas ao suspensor são: empurrar o embrião até o tecido de reserva e absorver substâncias nutritivas da placenta, dos tegumentos ou do nucelo. O embrião propriamente dito desenvolve-se tipicamente por divisões em vários planos, originando

uma estrutura multicelular cuja forma varia nos diversos grupos: piriforme, subesférica, ovóide, obovóide, colunar e achatada.

O desenvolvimento embrionário nas mono e dicotiledôneas é similar até o estádio globular. A seguir, nas dicotiledôneas, iniciam-se os dois cotilédones em posição lateral e o embrião se torna cordiforme, enquanto nas monocotiledôneas, torna-se cilíndrico, já que apenas um cotilédone é formado. Nas monocotiledôneas, o meristema apical caulinar é lateral, em relação ao cotilédone, que é considerado terminal, e nas dicotiledôneas ele se encontra entre os dois cotilédones (Fig. 15.11).

O embrião, geralmente, consiste de um eixo, hipocótilo-radícula, um ou mais cotilédones e o primórdio caulinar. Os primórdios de raiz e de caule podem ser apenas meristemas apicais; às vezes, há uma raiz embrionária, a radícula, na extremidade inferior do hipocótilo e um caule embrionário, acima da inserção dos cotilédones, o qual consiste de um eixo com entrenós não estendidos e um ou mais primórdios foliares. Esta primeira gema apical é comumente denominada plúmula e sua parte caulinar, epicótilo.

No embrião ou na plântula (Figs. 15.10 a 15.13), o hipocótilo constitui a parte do eixo caulinar que se encontra abaixo do nível de inserção dos cotilédones. Morfologicamente, o hipocótilo é a porção do eixo na qual ocorre a transição da estrutura da raiz, com arranjo radial dos feixes alternados de floema e de xilema exarco, para a estrutura de caule, com feixes vasculares colaterais e com xilema endarco.

Na plântula, o hipocótilo não é claramente distinto da raiz, mas pode haver uma demarcação externa - o coleto, ou colo - entre o hipocótilo e a raiz, sendo esta, geralmente, de menor diâmetro e provida de epiderme pilífera. Internamente, há diferenças na estrutura vascular. Nos embriões em que o hipocótilo é muito volumoso, os cotilédones são sempre pequenos ou vestigiais, como em *Psidium cinereum* (Fig. 15.10 - B).

A gema caulinar apical do embrião, a plúmula, constitui-se de um ou mais entrenós basais imaturos do caule e seus apêndices. É a base meristemática do epicótilo com os primórdios foliares. A plúmula é bem evidente na maioria dos embriões altamente especializados, como os das gramíneas (Fig. 15.10 - H). Em sementes de leguminosas (Fig. 15.10 D), os embriões podem apresentar plúmulas em diversos graus de desenvolvimento, de acordo com o género ou espécie.

Na plântula (Figs. 15.12 - H e 15.13), o epicótilo é o primeiro entrenó que se desenvolve acima do nó cotiledonar, isto é, o primeiro entrenó formado pelo desenvolvimento da plúmula. O epicótilo tem verdadeira estrutura caulinar, e a expansão dos primórdios foliares, em geral, dá origem a formas foliares juvenis (eofilos), antes do aparecimento das folhas típicas da planta adulta (metafilos).

É, geralmente, difícil distinguir a presença ou ausência da radícula no embrião antes da germinação. O termo radícula somente deve ser aplicado para o primórdio de raiz existente no embrião, enquanto contido na semente. A partir do momento em que esse primórdio emerge, por ocasião da germinação, passa a constituir a raiz verdadeira, isto é, a raiz primária (Fig. 15.12 - C a H). O cilindro vascular da raiz primária é comumente diarco ou tetrarco.

Nas monocotiledôneas mais avançadas, a raiz primária desenvolve-se tardiamente. Raízes laterais adventícias são formadas onde a raiz primária é pouco desenvolvida ou ausente, como em algumas orquídeas e em algumas famílias aquáticas ou parasíticas.

Nos embriões de muitas monocotiledôneas, inclusive as gramíneas (Fig. 15.10 - H), há uma bainha de tecido envolvendo a base da radícula, a coleorriza e, também, o coleóptilo, que é uma bainha fechada, no interior da qual se encontra a plúmula. Tem sua extremidade endurecida, protegendo a plúmula do atrito com as partículas do solo, na ocasião da emergência da plântula. Durante a germinação, a plúmula atravessa o coleóptilo.

O cotilédone é *a* primeira ou cada uma das primeiras folhas da planta que se formam no embrião. Pode ter aspecto de folha (Fig. 15.13 - A) e, após a germinação, ter função na fotossíntese, ou acumular materiais nutritivos, funcionando como órgão de reserva (Figs. 15.12 - G e H e 15.13 - B e C). Além disso, em muitos casos, o cotilédone pode estar total ou parcialmente transformado em uma estrutura absorvente, *capaz* de retirar alimento do endosperma ou do perisperma (Fig. 15.10 - F e G).

Em razão da grande constância do número de cotilédones no embrião, foi possível estabelecer a divisão fundamental das angiospermas em monocotiledôneas e dicotiledôneas. Nas gimnospermas, com freqüência, há maior número cotilédones.

Os cotilédones, de maneira típica, têm formato simples e laminar e acompanham a forma da maioria das sementes exendospérmicas. São em geral planos, mas podem também se dobrar ao longo de seu eixo ou se enrolar, longitudinalmente, um sobre o outro, como nas Malvaceae e Bombacaceae.

Há grande variedade de tamanhos e formas dos cotilédones, mas raramente, quando ainda no interior da semente, eles têm aspecto foliáceo, como em *Bauhinia forficata* (Fig. 15.10 - E). Após a germinação, os cotilédones podem assemelhar-se a folhas (paracotilédones), conforme se pode observar na Figura 15.13 — A, e funcionar como tal, como ocorre nas dicotiledôneas, em geral, e em muitas das monocotiledôneas mais primitivas.

A elaboração na forma do cotilédone é extrema em grupos em que há um órgão absorvente altamente especializado, o escutelo, que é uma característica marcante das monocotiledôneas mais avançadas. O escutelo constitui a parte distai do cotilédone, estruturalmente modificada como órgão que absorve o material nutritivo armazenado na semente, fora do embrião. Esse termo é comumente restrito ao embrião das gramíneas e ciperáceas, nas quais o escutelo tem formato semelhante ao de um escudo (Fig. 15.10 - H), e corresponde à forma de cotilédone mais especializada.

O cotilédone caracteriza-se, de modo geral, pela venação pseudopalmada ou palmado-paralela, isto é, comumente têm três ou mais veias primárias bem evidentes (Fig. 15.10 - E), que se estendem a partir de um ponto na sua base. As laterais do cotilédone são divergentes, mas, com frequência, convergem paralelamente às margens. Venação paralela é o tipo comum em monocotiledôneas.

Durante o seu desenvolvimento, na semente imatura, o embrião pode ou não conter clorofila. Aparentemente, os embriões clorofilados encontram-se nas sementes desprovidas de endosperma e perisperma, quando maduras.

Em algumas plantas, os embriões maduros consistem de apenas poucas células e mostram pouca ou nenhuma diferenciação nos órgãos usuais. Esses embriões reduzidos caracterizam muitos grupos parasitas ou grupos altamente especializados, como Orchidaceae, Apostasiaceae e Burmanniaceae.

O início da germinação da semente (Fig. 15.12) é marcado pela embebição, isto é, hidratação de seu conteúdo, que produz aumento de volume da semente e o rompimento de seus envoltórios. Em geral, a radícula cresce dando origem à raiz primária, que rapidamente penetra no solo e se ramifica, passando a exercer a função de absorção. Simultaneamente, produz-se um crescimento que eleva a plúmula, colocando-a em condições de iluminação adequadas para seu desenvolvimento.

As mais antigas classificações de plântulas levam em conta um único critério distintivo: o comprimento do hipocótilo, que é bem desenvolvido nas plântulas epígeas (Fig. 15.13 - A e B) e reduzido nas hipógeas (Fig. 15.13 - D). Etimologicamente, hipógea significa semente enterrada - o hipocótilo tem comprimento reduzido, implicando que os cotilédones permaneçam sob o solo e a elevação da plúmula ocorra pelo crescimento do epicótilo (por exemplo, *Ricinus communis)*. Epígea quer dizer semente acima da superfície do solo - o hipocótilo alonga-se, havendo a elevação dos cotilédones, como no feijão *(Phaseolus vulgaris)*. Nos casos em que os cotilédones permanecem ao nível do solo, como em algumas leguminosas, as plântulas são classificadas como semi-hipógeas (Fig. 15.13 - C). Mais recentemente foram introduzidos os termos plântulas criptocotiledonares, quando após a germinação os cotilédones permanecem encerrados no interior dos envoltórios da semente (Fig. 15.13 - D e E); e fanerocotiledonares, quando os cotilédones se libertam dos envoltórios (Fig.15.13 - A a C), sejam eles foliáceos ou carnosos.

Como, na maioria dos casos, o caráter epígeo está associado à fanerocotiledonia e o hipógeo, à criptocotiledonia, esses termos podem ser considerados equivalentes. No entanto, essa correlação não é obrigatória, havendo casos em que o cotilédone permanece envolvido pêlos tegumentos da semente, mas é elevado acima do nível do solo, sendo a plântula, portanto, criptocotiledonar e epígea (Fig. 15.13 - E). Como exemplo desse tipo de plântula pode-se citar a *Commelina virginica* (Commelinaceae).

Leitura Complementar

AGUIAR, I.B. de; PINÃ-RODRIGUES, EC.M.; FIGLIOLIA, M.B. (Coord.). **Sementes florestais tropicais.** Brasília: ABRATES, 1993.

BARROSO, G.M.; MARIN, M.R; PEIXOTO, A.L.; ICHASO, C.L.F. **Frutos e sementes:** morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Viçosa, MG: Editora UFV, 1999. 443 p.

BHATNAGAR, S.R; JOHRI, B.M. Development of angiosperm seed. In: KOZLOWSKI, T.T. **Seed biology.** Vol. 1. New York: Academic, 1972. 416 p.

BOESEWINKEL, FD.; BOUMAN, F The seed: structure. In: JOHRI, B.M. (Ed.). **Embryology of angiosperms.** Berlin - Heidelberg: Springer-Verlag, 1984.

BOUMAN, F The ovule. In: JOHRI, B.M. (Ed.). **Embryology of angiosperms.** Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 1984.

BOUMAN, F; BOESEWINKEL, FD. The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions. **Bot. Jahrb. Syst.,** v. 113, n. 2/3, p. 255-270, 1991.

BELTRATI, C.M. Morphological and anatomical studies of the seeds and seedlings of Euca/ypíus *citriodora and E. maculata.* **Rev. Biol. Trop.,** v. 26, n. l, p. 213-225, 1978.

BELTRATI, C.M. Morphological and Anatomical Studies of the seeds and seedlings of Euca/ypíus pi/u/aris and E. umfora. **Rev. Biol. Trop.,** v. 29, n. 2, p. 185-195, 1981.

BELTRATI, C.M. Estudo morfo-anatômico das sementes e plântulas de *Esenbeckia febrífuga* A. Juss. ex Mart. (Rutaceae). **Naturalia,** v. 16, p. 161-169, 1991.

BELTRATI, C.M.; BRUNINI, J. Morfologia, anatomia e desenvolvimento das sementes e plântulas de *Trichilia pallida* Swartz (Meliaceae). **Revta. brasil. Biol.,** v. 48, n. 4, p. 673-681, 1988.

BELTRATI, C.M.; PAOLI, A.A.S. Morfologia, anatomia e desenvolvimento das sementes e plântulas de *Bauhinia forficata* Link. (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Rcv. Brasil. Biol.,** v. 49, n. 2, p. 583-590, 1989.

BELTRATI, C.M.; PICCOLO, A.L.G. Consideraciones sobre Ia semilla, Ia germinación e Ia plántula de *Distictella mansoana* (Bur.) **Urb. Phyton,** v. 37, n. 2, p. 85-96, 1979.

BELTRATI, C.M.; ALVES JÚNIOR, V.V.; PAGANO, S.N. Estudo morfo-anatômico das sementes e plântulas de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae). **Rev. Brasil. Biol.,** v. 45, n. 4, p. 499-506, 1985.

BELTRATI, C.M.; PAOLI, A.A.S.; TIMONI, J.L. Morfologia e anatomia das sementes de *Cariniana legalis* (Mart.) O. Ktze e de C. *estrellensis* (Raddi) O. Ktze (Lecytidaceae). **Silvicultura,** v. 16, n. l, p. 293-300, 1982.

CARDOSO, V.J.M.; BELTRATI, C.M.; PAOLI, A.A.S. Estudo comparativo de sementes aéreas e subterrâneas de Comme/ina *virginica L.* (Commelinaceae). **Rev. Brasil. Biol.,** v. 54, n. 3, p. 403-412, 1994.

CARMELLO-GUERREIRO, S.M.; PAOLI, A.A.S. Morfologia e anatomia da semente de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em desenvolvimento. **Revista Brasileira de Botânica,** v. 22, n. l, p. 91-98, 1999.

CORNER, E.J.H. The leguminous seed. **Phytomorphology,** v. l, p. 117-150, 1951. CORNER, E.J.H. **The seeds of dicotyledons.** Cambridge: Cambridge Univ., 1976. 2 v.

DAHGREN, R.M.T.; CLIFFORD, H.T. **The monocotyledons:** a comparative study. London: Academic, 1982.

DUKE, J.A. Keys for the Identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. **Ann. MO Bot. Gard.,** v. 52, p. 314-350, 1965.

DUKE, J.A. On tropical seedlings. I - Seeds, seedlings, systems and systematics. **Ann. MO Bot. Gard.,** v. 56, p. 125-161,1969.

EAMES, A.J. **Morphology of the angiosperms.** Huntington, New York: Krieger, 1977. 518 p. FAHN, A. **Anatomia vegetal.** Madrid: Blume. 1974. 643 p.

FOSTER, A.S.; GIFFORD JR, E.M. **Comparative morphology vascular plants.** 2. ed. San Francisco: Freeman, 1974. 751p.

FONT QUER, R **Dicionário de botânica.** Barcelona: Labor, 1979.

KAPIL, R.N. ; BOR, J.; BOUMAN, F Seed appendages in Angiosperms. **Bot. Jahrb. Syst.,** v. 101, n. 4, p. 555-573, 1980.

KOZLOWSKI, T.T. ; GUNN, C.R. Importance and characteristics of seeds. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). **Seed biology 1.** New York: Academic, 1972. 416 p.

MARTIN, A.C. The comparative internal morphology of seeds. **The American Naturalist,** v. 36, n. 3, p. 513-660, 1946.

MIQUEL, S. Morphologie, fonctionelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. **Buli. Mus. Natl. Hist. Nat.,** v. 9, p. 101-21, 1987.

MOSCHETA, I.S. **Morfologia e desenvolvimento dos frutos, sementes e plântulas de** *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., *Guarea kunthiana* **A.Juss. e** *Trichilia catigua* **A. Juss. (Meliaceae - Melioideae).** Rio Claro: UNESP, 1995. 160 p. (Tese D.S.).

MOURÃO, K.S.M. ; BELTRATI, C.M. Morfologia dos frutos, sementes e plântulas de *Platonia insignis* Mart. (Clusiaceae). 1. Aspectos anatómicos dos frutos e sementes em desenvolvimento. **Acta Amazonica,** v. 25, n. 1/2, p. 11-32, 1995.

OLIVEIRA, D.A.T.; BELTRATI, C.M. Morfologia e anatomia dos frutos e sementes de *Inga fagifolia* (Fabaceae:Mimosoideae). **Turrialba,** v. 42, n. 3, p. 306-313, 1992.

OLIVEIRA, D.A.T.; BELTRATI, C.M. Aspectos anatômicos dos frutos e sementes em desenvolvimento de *Inga fagifoha* Wild. (Fabaceae:Mimosoideae). **Revista Brasileira de Biologia,** v. 53, n. 4, p. 625-636, 1993.

OLIVEIRA, D.A.T.; BELTRATI, C.M. Morfologia e Anatomia dos frutos e sementes de *Inga fagifolia* (Fabaceae:Mimosoideae). **Revista Brasileira de Biologia,** v. 54, n. l, p. 91-100, 1993.

PAOLI, A.A.S.; PAGANO, S.N. Morphology and Anatomy of *Jacaratia spinosa* (Aubl.) A. DC. (Caricaceac) Seeds. **Arquivos de Biologia e Tecnologia.** (S.l. **:** s.n.], 1989.

PAOLI, A.A.S.; BELTRATI, C.M.; TIMONI, J.L. Morfologia e anatomia das sementes de *Psidium cinerium* Mart. (Myrtaceae). **Silvicultura** , v. 16, n. l, p. 301-305, 1982.

PAOLI, A.A.S. Estudo morfoanatômico da unidade de dispersão de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leg.-Mimosoideae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia,** v. 32, n. 4, p.733-751, 1991.

PAOLI, A.A.S. Morfologia e desenvolvimento de sementes e plântulas de *Luehea diuaricata* Mart. Et Zucc. (Tiliaceae). **Revista Brasileira de Sementes,** v. 17, n. l, p. 120-128, 1995.

PAOLI, A.A.S.; FREITAS, L.; BARBOSA, J.M. Caracterização morfológica de frutos, sementes e plântulas de *Croton floribundus* Spreng. e C. *urucurana* Baill.(Euphorbiaceae). **Revista Brasileira de Sementes, v. 17,**

n. l, p. 57-68, 1995.

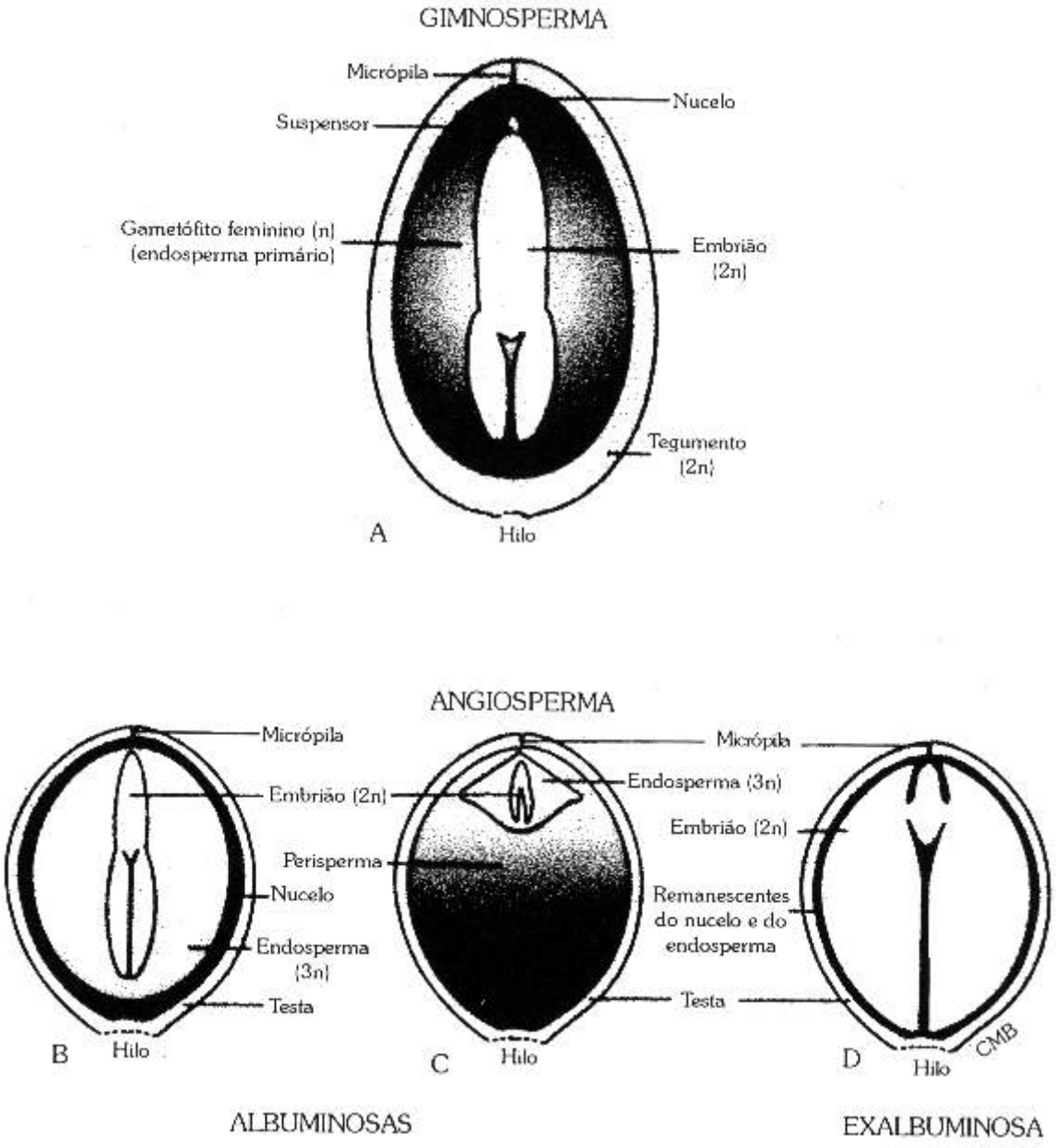
PAOLI, A.A.S. Caracterização morfológica de frutos, sementes e plântulas de *Lophantera lactescens* (Malpighiaceae). **Revista Brasileira de Sementes,** v. 19, n. 2, p. 238-244, 1997.

PAOLI, A.A.S. ; SANTOS, M.O. Caracterização morfológica de frutos, sementes e plântulas de *Sapindus saponaria* L. (Sapindaceae). **Revista Brasileira de Sementes,** v. 20, n. 2, p. 147-153, 1998.

PJIL, L. VAN DER. **Principies of seed dispersal in higher plants.** Berlin: Springer-Verlag, 3rd. Ed. 1982. ROLAND, D.J. ; ROLAND, F **Atlas of flowering plant structure.** New York: Longman, 1977. 103p. TROLL, W. Allgemeine botanik. Stuttgart: Ferdinand Enke. 3ed. 1959. 927p.

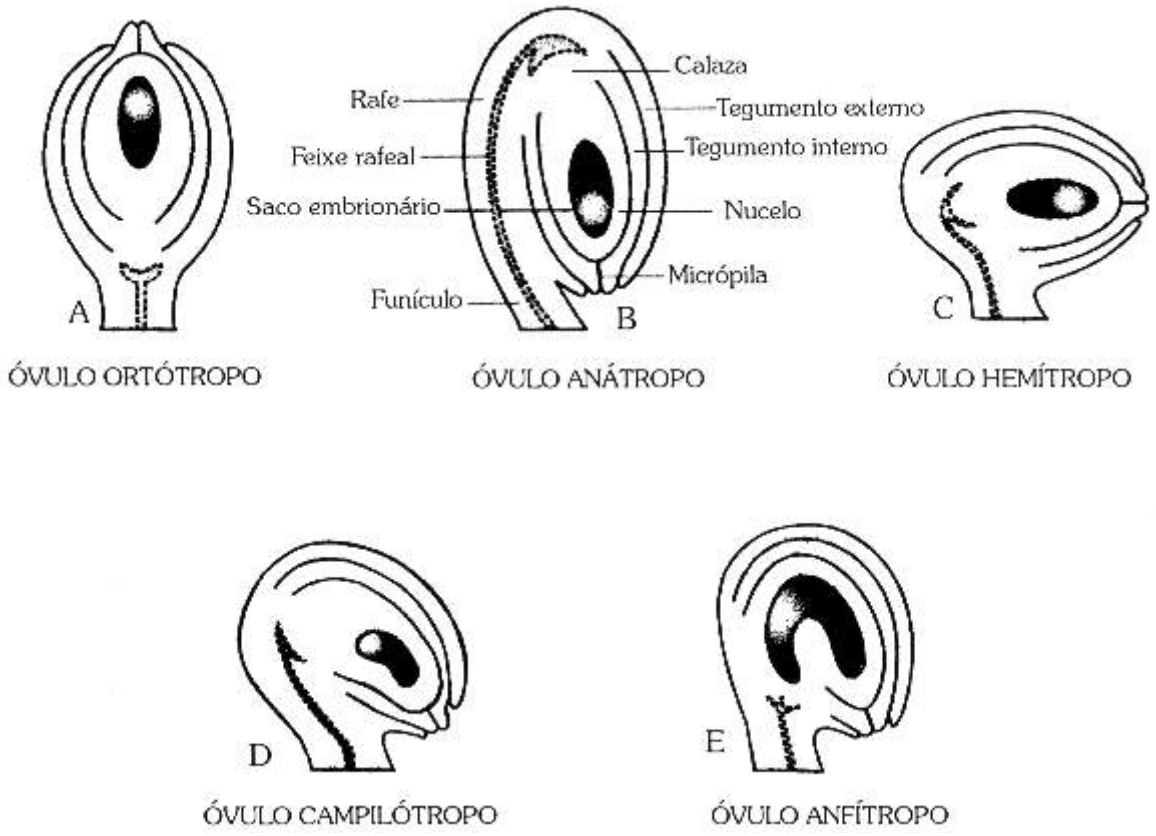
YAKOVLEV, M.S. ; ZHUKOVA, Y.A. Chlorophyll in embryos of angiosperm seeds, a review. Bot. Notiser, v. 133, p. 323-336, 1980.

VOGEL, E.F **Seedlings of dicotyledons** Wageningen: Pudoc, 1980. 471 p.



Fonte: adaptado de Foster e Gifford, 1974 (A); adaptado de Troll, 1959 (B a D).

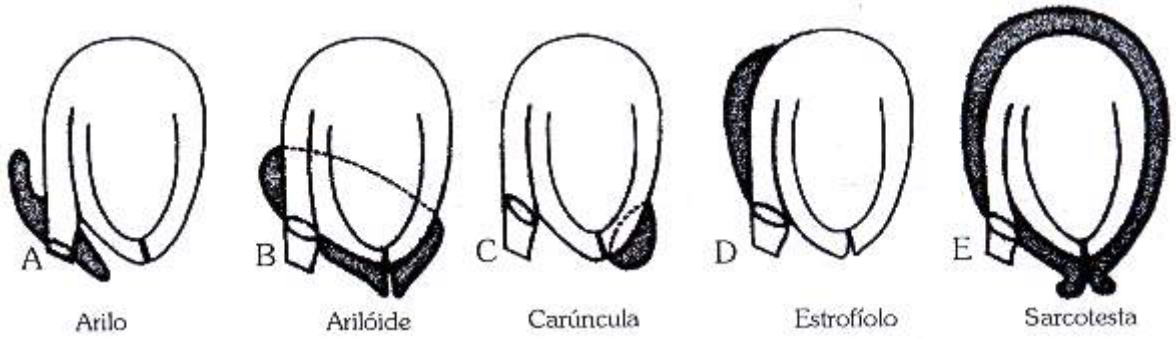
Figura 15.1 – Diagramas gerais de sementes em seções longitudinais. A - gimnosperma. B a D – angiosperma. Sementes ortótropas unitegumentadas de dicotiledôneas. B – Albuminosa. C – Albuminosa com perisperma. D – Exalbuminosa.



Fonte: adaptado de Foster e Gifford, 1974.

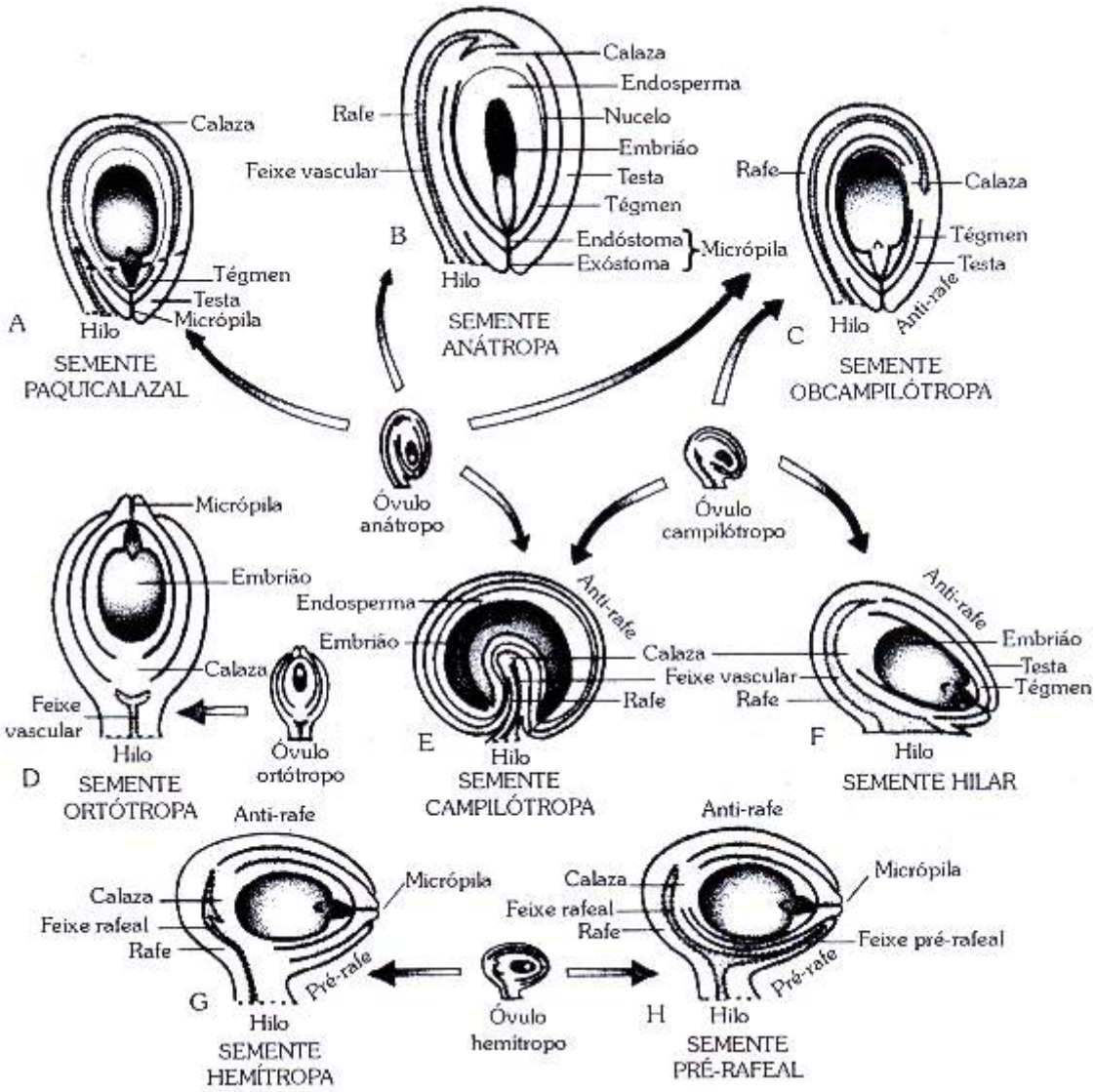
Figura 15.2 – Diagramas representando os diferentes tipos de óvulo em seção longitudinal. A a C – Tipos com saco embrionário reto. D e E – Tipos com saco embrionário curvo.

Figura 15.3 – Variabilidade em sementes. A – *Swartzia simplex* (fruto aberto com semente). B – *Abarema lusoria*. C – *Ormosia arborea* (fruto aberto com semente). D – *Delonix regia*. E – *Canavalia ensiforme*. F – *Stizolobium aterrimum*. G – *Ricinus communis*. H – *Swietenia macrophylla*. I – Luehea divaricata. J – *Pithecoctenium echinatum*. K – *Spathodea campanulata*. L – *Stenolobium stans*. M – *Lafoensia pacari*. N – *Pseudobombax grandiflorum*.O – *Gossypium herbaceum*. P – *Asclepias curassavica* (fruto aberto com sementes). Q – *Echrites* sp. R a U – *Jacaratia spinosa* (R - semente com sarcotesta. S - sem sarcotesta. T a U - com mucilagem).



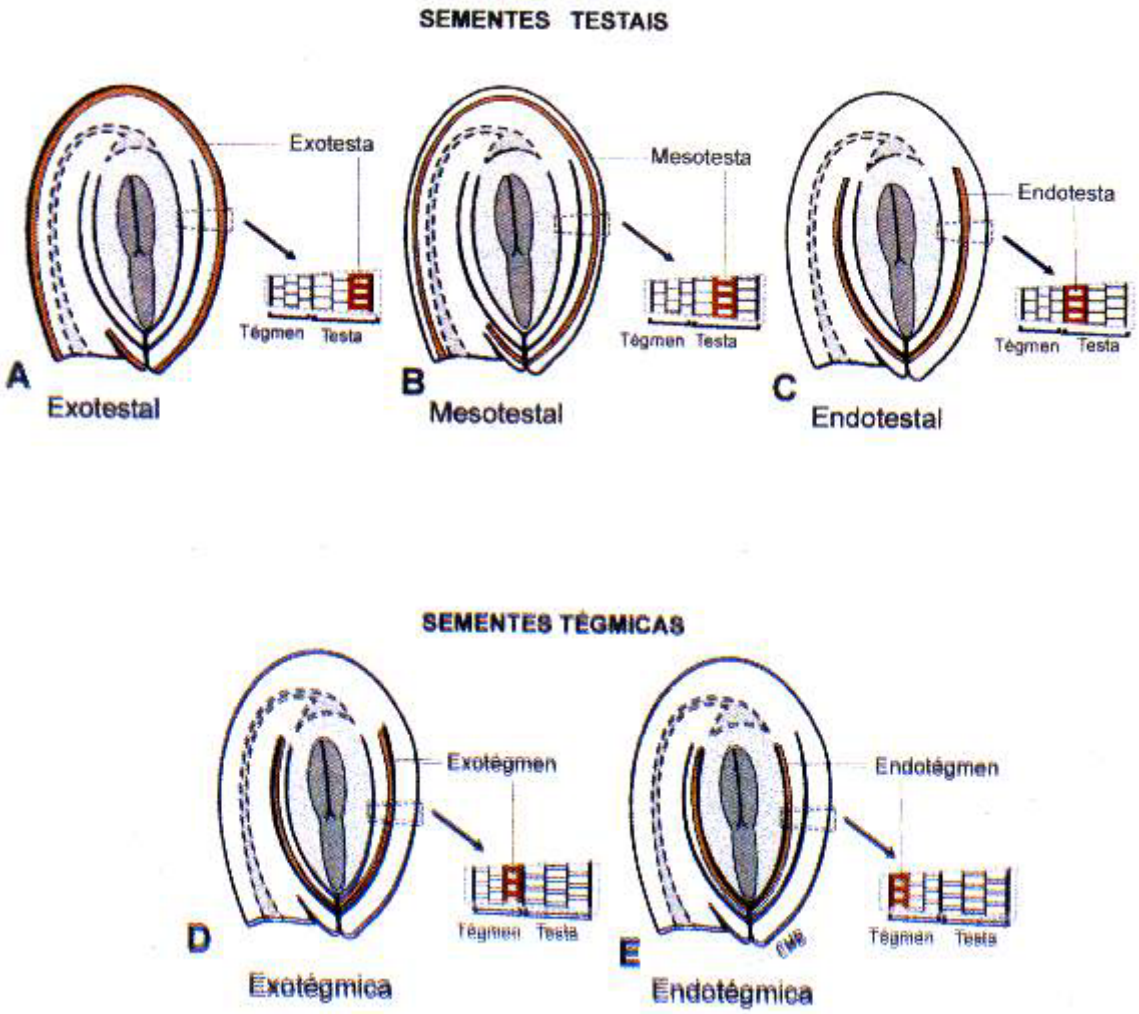
Fonte: adaptado de Pjil, 1982.

Figura 154.4 – Diagrama de seções longitudinais de óvulos (ou sementes) mostrando a localização dos principais tipos de apêndices carnosos (A a D) e sarcoteste (E).



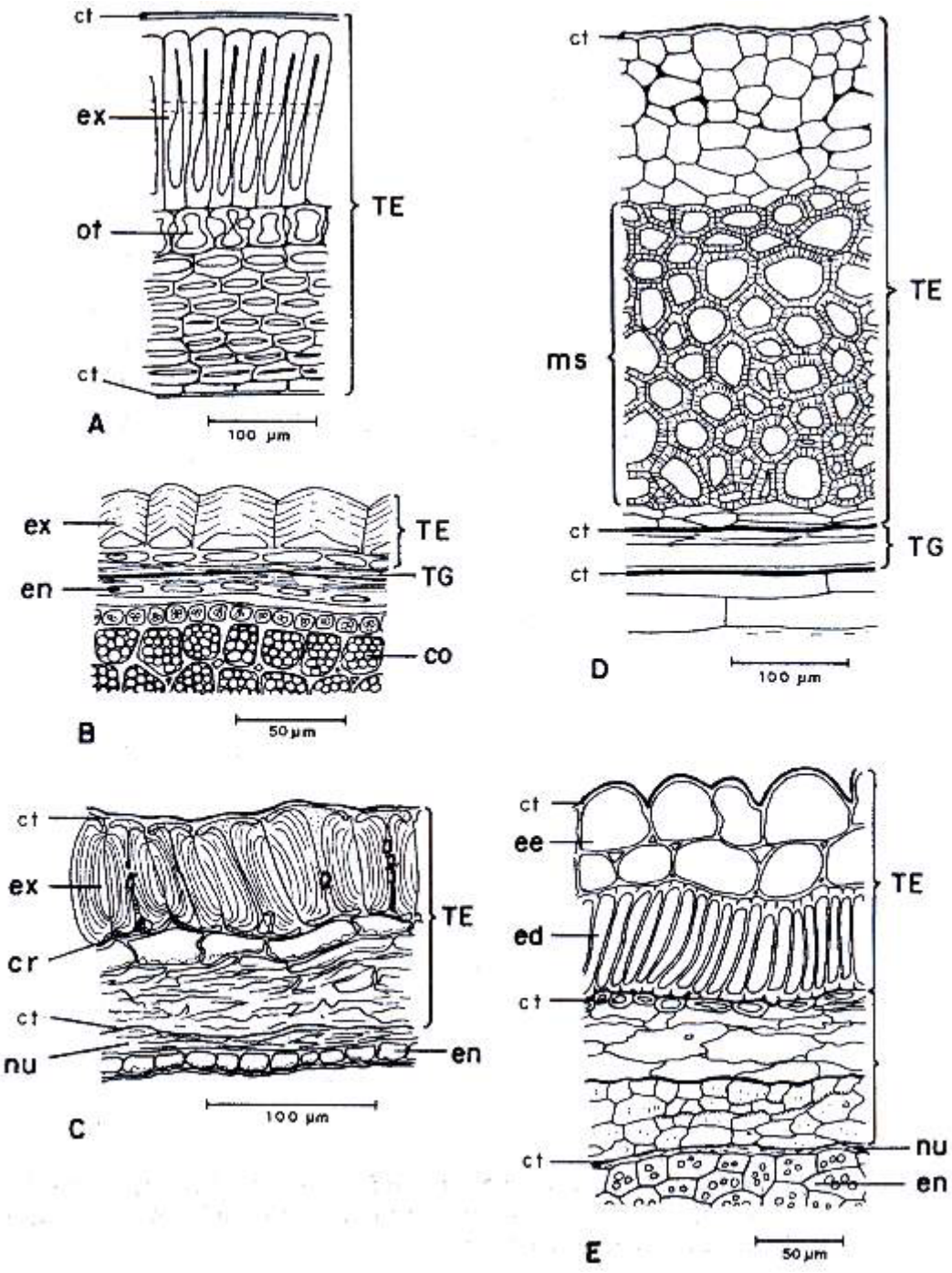
Fonte: adaptado de Boesewinkel e Bouman, 1984.

Figura 15.5 – Diagramas de seções longitudinais de sementes *e* respectivos óvulos dos quais se originam diferentes tipos com base na posição relativa do hilo, calaza e micrópila (A a H).



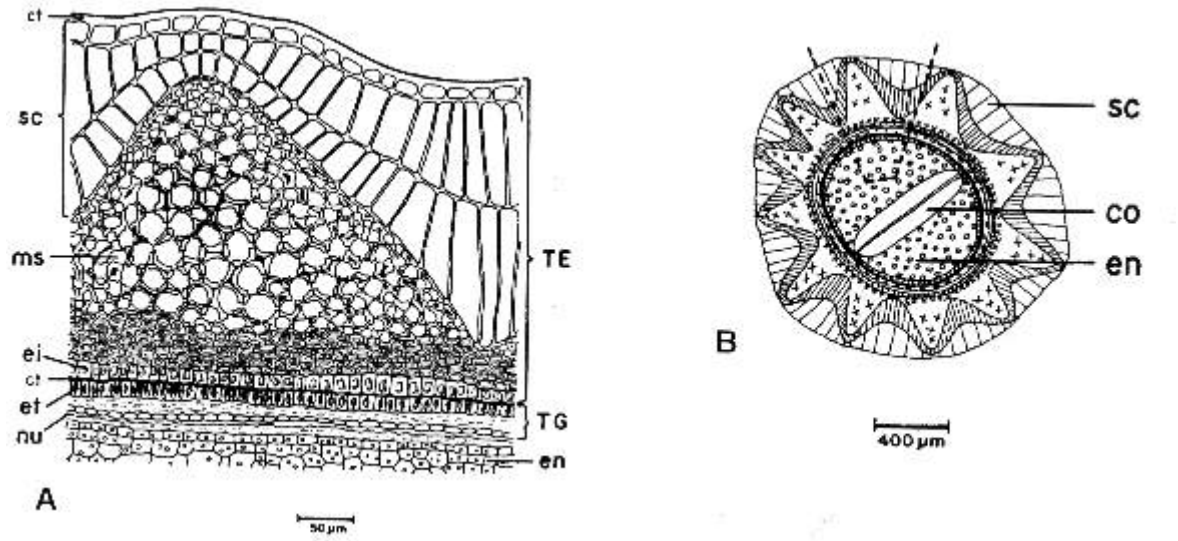
Fonte: adaptado de Corner, 1976.

Figura 15.6 – Diagramas de sementes anátropas, em seção longitudinal (e respectivos detalhes esquemáticos). A a E – Principais tipos de estrutura tegumentar com base na posição da principal camada de tecido mecânico.



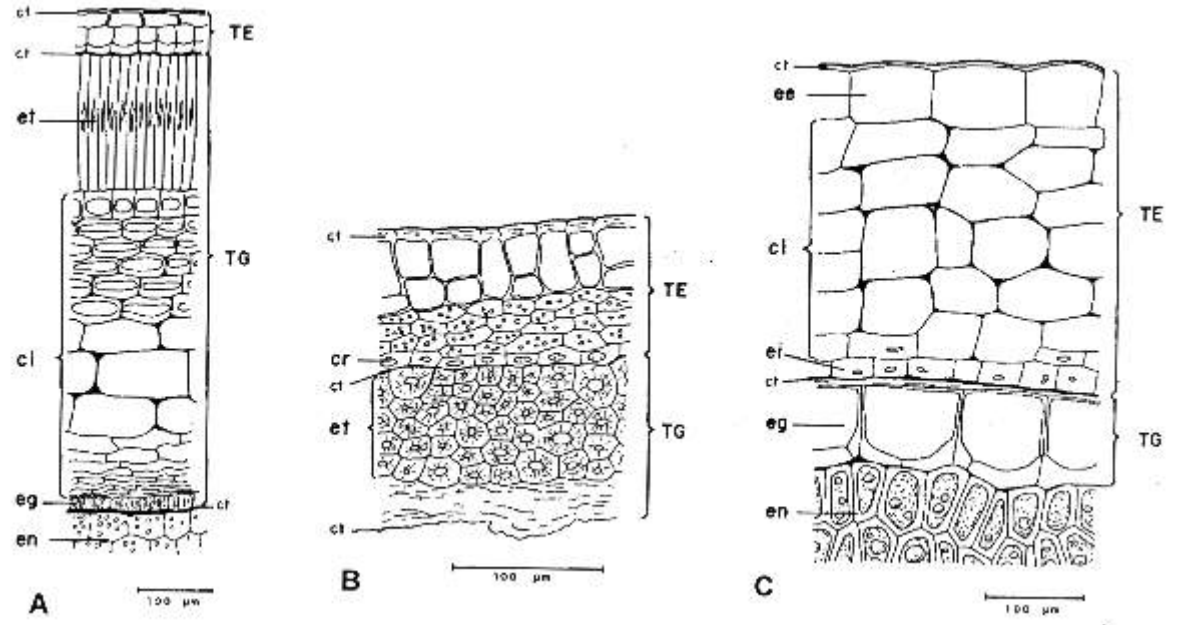
Fonte: Beltrati, 1981 (A e B). Beltrati e Piccolo, 1979 (C). Corner, 1976 (D). Beltrati, 1991 (E).

Figura 15.7 – Sementes Testais. Setores de seção transversal do envoltório das sementes maduras, na região da anti-rafe. Exotestais: A – *Leucaena leucocephala;* B – *Eucalyptus umbra*\ C – *Distictella mansoana.* Mesotestal: D – *Psidium guajava.* Endotestal: E – *Esenbeckia febrífuga,* cr = cristal; et = cutícula; ed = endotesta; ee = epiderme externa; en = endosperma; ex = exotesta; ms = mesotesta; nu = nucelo; ot = osteosclereíde; TE= testa; TG = tégmen.



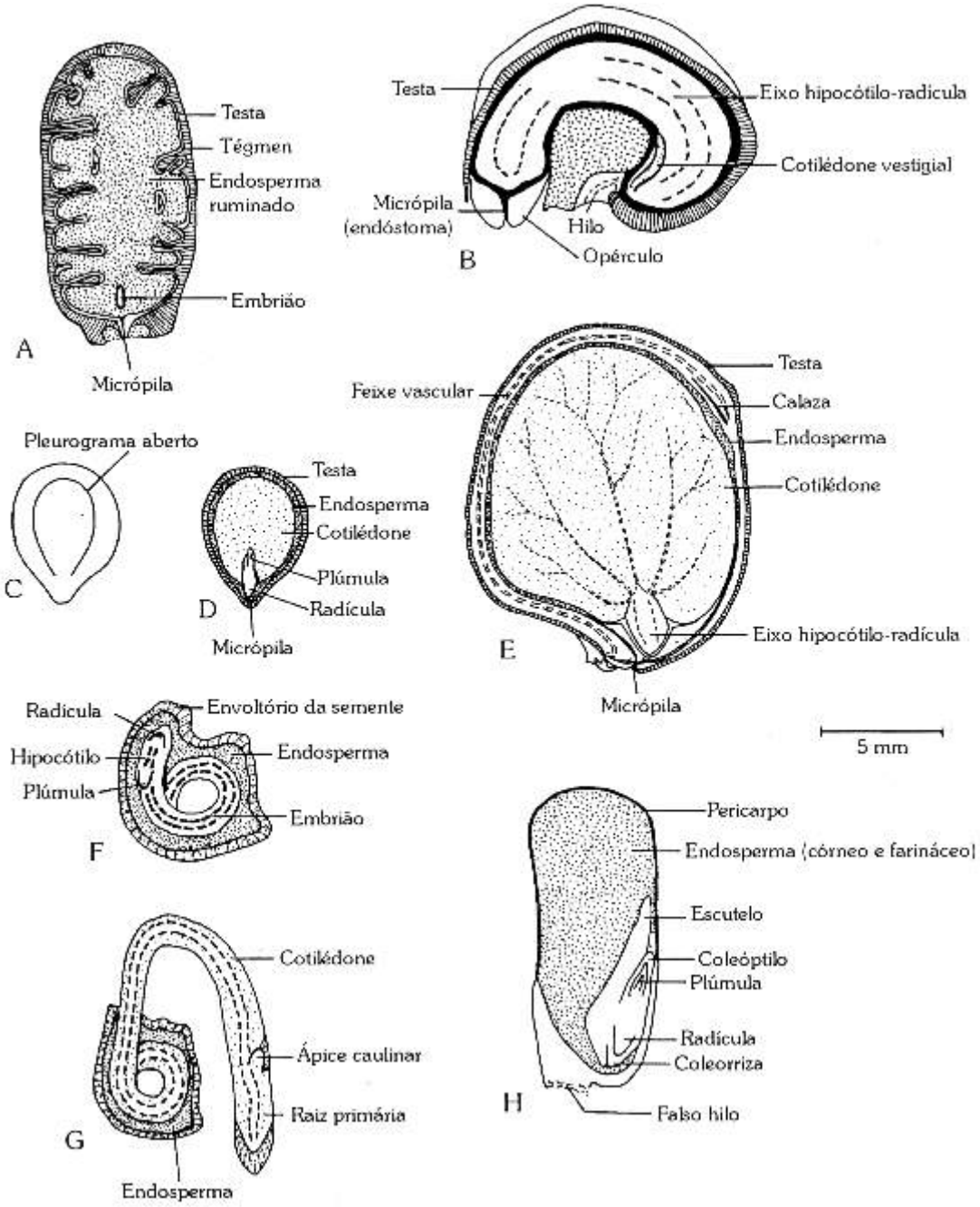
Fonte: Paoli e Pagano, 1989.

Figura 15.8 – Semente sarcotestal de *Jacaratia spinosa.* A – Setor de seção transversal do envoltório da semente madura. B – Diagrama geral da seção transversal da semente madura, co = cotilédone; et = cutícula; ei = epiderme interna; en = endosperma; ms = mesotesta; nu = nucelo; se = sarcotesta; TE = testa; TG = tégmen.



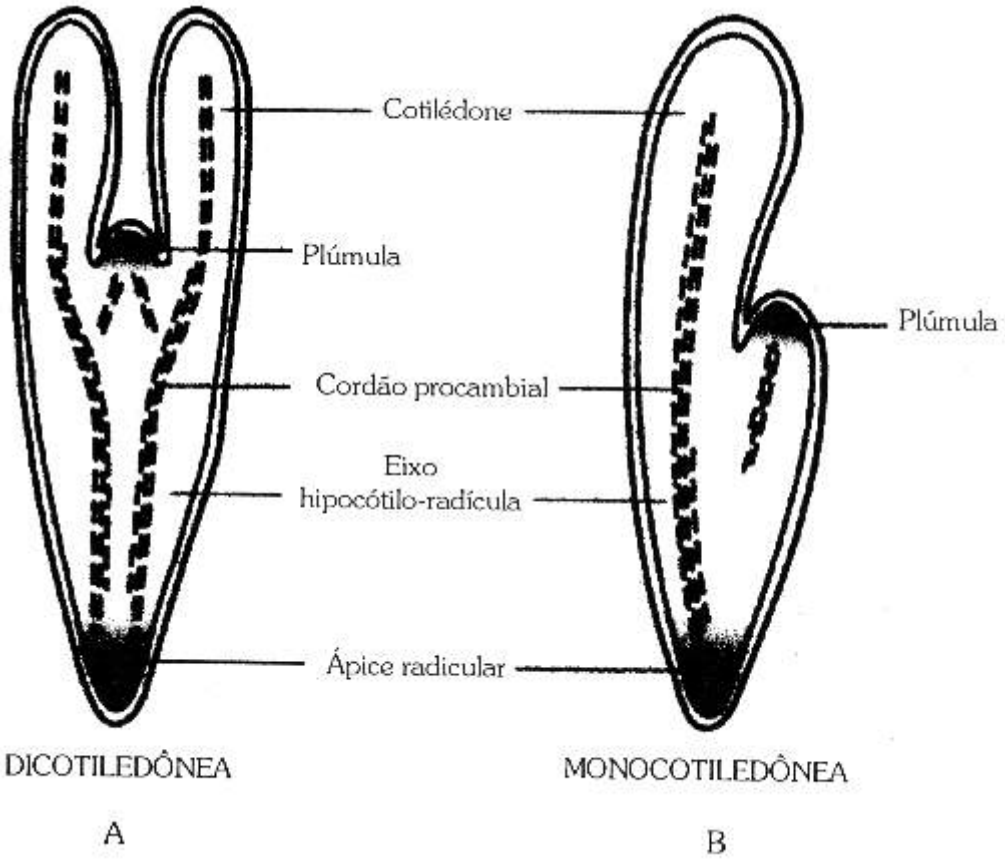
Fonte: Beltrati e Brunini, 1988 (A e B); Corner, 1976 (C).

Figura 15.9 – Sementes tégmicas. Setores de seção transversal do envoltório de sementes maduras exotégmicas e endotégmica. Exotégmicas: A – *Hibiscus sculentus;* B – *Trichilia pallida.* Endotégmica: C – *Nandina domestica,* ci = camadas interepidérmicas; cr = cristal; et = cutícula; ee = epiderme externa; eg = endotégmen; ei = epiderme interna; en = endosperma; TE = testa; TG = tégmen.



Fonte: Corner, 1976 (A); Paoli et ai. 1982 (B); Beltrati e Paoli, 1989 (C, D e E); adaptado de Fahn, 1974 (F e G); Eames, 1977 (H).

Figura 15.10 – A – Seção longitudinal da semente de *Xylopia* sp. mostrando o endosperma ruminado. B – Seção longitudinal da semente de *Psidium cinereum*. C e D – Semente de Leguminosae-Mimosoideae" (C – Aspecto externo; D – Diagrama de seção longitudinal). E – Diagrama de seção longitudinal da semente de *Bauhinia forficata.* F e G – Diagrama de seção longitudinal da semente e da plântula de *Allium cepa,* respectivamente. H – Diagrama de seção longitudinal da cariopse de *Zea mays*.



Fonte: adaptado de Rolland e Rolland, 1977.
Figura 15.11 – Morfologia do embrião. A e B – Diagramas de seções longitudinais do embrião (A – dicotiledônea; B – monocotiledônea).

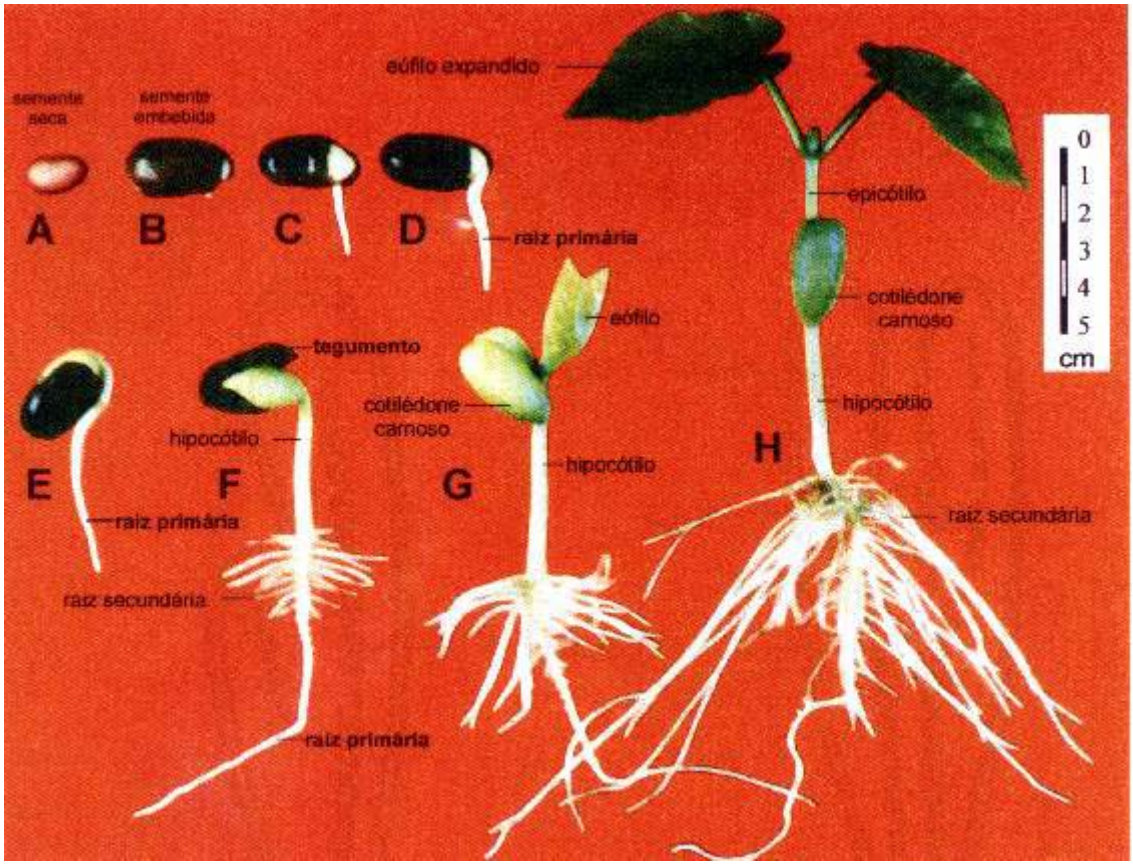
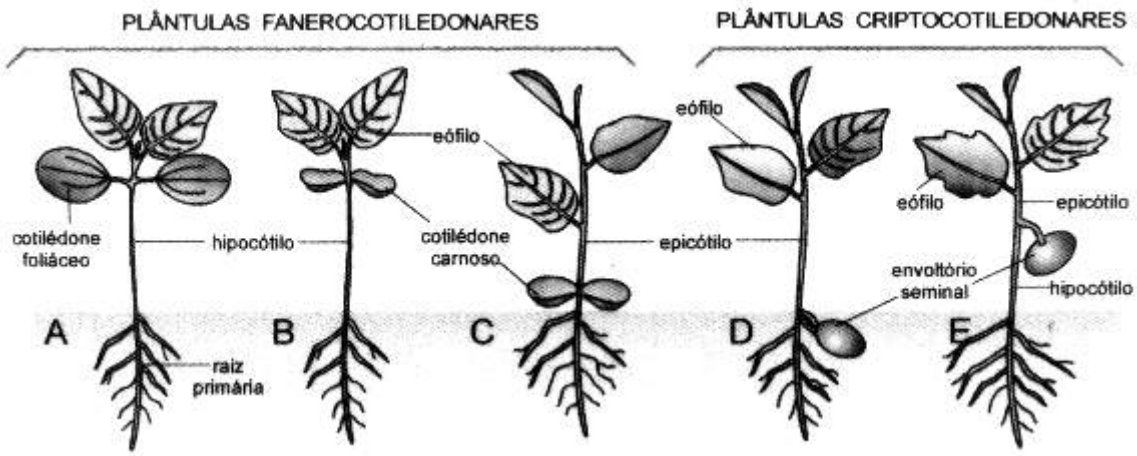


Figura 15.12 – Desenvolvimento pós-seminal em *Canavalia ensiforme*. A e B - Semente. C a H – Estádios sucessivos de desenvolvimento da plântula fanerocotiledonar e epígea.



Fonte: adaptado de Miquel, 1987.

Figura 15.13 – Tipos morfológicos de plântulas. A e B – Fanerocotiledonar e epígea (A – com cotilédones foliáceos; B – com cotilédones carnosos). C – Fanerocotiledonar e semi-hinóoea. D e E – Criotocotiledonares (D – hipóqea; E – epíqea).

Glossário

Alburno- A parte externa, funcional do xilema secundário.

Anátropo- Óvulo reverso (curvo), com a micrópila ao lado do funículo; o encurvamento não afeta a forma do saco embrionário.

Andrófito - Planta sexuada masculina ou gametófito masculino. O mesmo que microgametófito. Nas angiospermas, o andrófito é o grão de pólen e está reduzido a duas células (uma vegetativa e outra generativa) ou a três células (uma vegetativa e duas espermáticas). É o resultado do desenvolvimento do andrósporo.

Androgametogênese - Ver gametogènese.

Androsporângio - Esporângio onde se desenvolvem os andrósporos. Nas angiospermas, os androsporângios, associados ou divididos por septos estéreis, juntamente com o conectivo, compõem a antera. A parede do androsporângio geralmente está estratificada em epiderme, endotécio, camada(s) média(s) e tapete.

Andrósporo - Célula haplóide resultante da divisão meiótica da célula-mãe de andrósporo, no interior dos androsporângios. Ao se desenvolver, origina o gametófito masculino, o andrófito. A formação do andrósporo representa o início da haplofase nas angiospermas e o resultado da androsporogênese. O mesmo que micrósporo.

Androsporogênese - Ver esporogênese.

Anel de crescimento - No xilema e floema secundários, camada de crescimento quando observada em corte transversal.

Anfiestomática - Refere-se à folha que apresenta estômatos em ambas as faces.

Anfítropo - Tipo de óvulo muito semelhante ao anátropo, em que há também encurvamento do saco embrionário; a chalaza não está oposta à micrópila.

Anisocítico - Estômato com mais de duas células subsidiárias, de tamanhos desiguais.

Anomocítico - Estômato desprovido de células subsidiárias. *Aparelho filiforme (filar)* - Projeções da parede da sinérgide no lado micropilar. *Areia cristalina* - Massa de cristais livres de tamanho diminuto.

Arilo - Excrescência da semente; pode ser de dois tipos - estrofíolo (formado pelo funículo) e carúncula (originada pelo tegumento em torno da micrópila).

Atactostelo - Tipo de esteio em que os feixes vasculares se dispõem desordenadamente; é o caso típico de caules de monocotiledôneas.

Bainha de mestoma - Bainha de um feixe vascular provida de paredes espessas; a mais interna das duas bainhas das gramíneas, principalmente das pertencentes à subfamília Festucoidea. Bainha endodermóide.

Calose - Polissacarídeo aparentemente amorfo, comum como constituinte de parede celular em áreas crivadas de elementos condutores de floema.

Camada de oclusão - Na lenticela, uma das camadas celulares compactas, formada periodicamente em alternância com os tecidos frouxos de enchimento.

Câmara (cavidade) de pontoação - Espaço no interior da pontoação, da membrana até o lume celular ou até a abertura externa da pontoação, nos casos em que estiver presente um canal.

Câmbio fascicular - Câmbio vascular que se origina do procâmbio nos feixes vasculares ou fascículos.

Câmbio interfascicular - Câmbio vascular que se origina entre os feixes vasculares ou fascículos, no parênquima interfascicular.

Câmbio não-estratificado - Câmbio vascular no qual as iniciais fusiformes e de raios não se dispõem em séries horizontais nas superfícies tangenciais.

Câmbio vascular - Meristema lateral que forma os tecidos vasculares secundários, a saber: o xilema e o floema secundários. Localiza-se entre esses dois tecidos e, por divisão periclinal, dá origem a células em ambas as direções.

Campilófropo - Tipo de óvulo que apresenta uma curvatura, sem afetar o saco embrionário; a chalaza não fica oposta à micrópila, o que ocorre no óvulo anátropo.

Campo de pontoação primária - Área delgada da camada intercelular e da parede celular primária, no limite da qual uma ou mais pontoações se desenvolve. Sin. : *pontoação primária.*

Carúncula - Tipo de arilo.

Casca - Conjunto de tecidos, situados externamente ao câmbio, presente em plantas com crescimento secundário.

Catafilo - Folha modificada, geralmente escamiforme, de consistência variável, freqüentemente sem clorofila, encontrada, por exemplo, em gemas, rizomas e bulbos.

Célula anexa - Ver célula subsidiária.

Célula buliforme - Célula epidérmica volumosa que ocorre em fileiras longitudinais nas folhas das gramíneas. Também chamada de *célula motora,* pelo fato de que se lhe atribui um papel no enrolamento e desenrolamento dessas folhas.

Célula de transferência - Célula especializada do parênquima, cuja parede apresenta invaginações que aumentam a superfície da membrana plasmática. Aparentemente atua no transporte de solutos a curta distância.

Célula felóide - Célula do felema, ou súber, que difere das células suberificadas por não apresentar suberina em suas paredes. Pode ser um esclereíde.

Célula generativa - Uma das células do andrófito (gametófito masculino ou grão de pólen) das angiospermas, cuja origem é comum com a da célula vegetativa a partir da divisão mitótica do andrósporo. E responsável pela formação dos gametas masculinos, por mitose.

Célula-mãe de andrósporo - Ver tecido esporogênico.

Célula mucilaginosa - Célula que contém mucilagens, gomas ou materiais de carboidrato similares. As mucilagens apresentam a propriedade de se intumescerem na presença de água.

Célula subsidiária - Célula epidérmica associada a um estômato e distinguível, pelo menos morfologicamente, das células epidérmicas que compõem o tecido. Também denominada *célula acessória* ou *anexa.*

Célula vegetativa - Uma das células do andrófito das angiospermas, cuja origem é comum com a da célula generativa, ou seja, a partir da divisão mitótica do andrósporo. É responsável pela formação do tubo polínico.

Células-guarda - No estômato, duas células que, por alteração da turgescência, abrem ou fecham a fenda estomatal.

Cerne - A parte interna, não funcional do xilema secundário; ao morrerem as células parenquimáticas, as substâncias de reserva são removidas, em parte, ou transformadas em substâncias antissépticas e corantes que impregnam o xilema, dando ao cerne consistência e coloração.

Cilindro vascular - No caule e na raiz, termo de conveniência aplicado aos tecidos vasculares e aos tecidos fundamentais associados. Refere-se à mesma parte do caule e da raiz denominada *esteio,* todavia, sem as implicações teóricas do conceito de esteio. O mesmo que *cilindro central.*

Coifa - Estrutura celular em forma de dedal que reveste o meristema apical da raiz.

Corpo primário - Parte da planta, ou a planta inteira, que se origina dos meristemas apicais e de seus tecidos meristemáticos derivados, nos casos em que não há crescimento em espessura.

Corpo - No ápice de caules, diz-se da massa central meristemática envolvida pela túnica.

Córtex - Conjunto de tecidos situados entre o sistema vascular e a epiderme.

Cortiça - Conjunto de células mortas, suberificadas, resultante da atividade do felogênio.

Crescimento intrusivo - Tipo de crescimento no qual uma célula penetra entre outras que se separam ao longo da lamela mediana defronte da célula em crescimento. Também chamado *crescimento interposicional.*

Cripta estomatífera - Depressão na folha, sendo os estômatos abrigados pela epiderme.

Cutícula - Camada de material de natureza graxa (cutina) pouco permeável à água, que reveste a parede externa de células epidérmicas.

Cuticularização - Processo de formação da cutícula.

Cutina - Substância contida na cutícula de órgãos vegetais não-suberificados. E muito resistente a reagentes químicos e de constituição mal conhecida.

Cutinização - Processo com impregnação com cutina.

Deiscência - Abertura de qualquer órgão vegetal por qualquer mecanismo natural.

Diacítico - Tipo de estômato em que as células subsidiárias têm *as* paredes em comum, perpendiculares ao maior eixo das células-guarda.

Díclina (o)- Flor que possui apenas um dos verticilos florais férteis (androceu ou gineceu).

Diplofase - Parte do ciclo biológico caracterizado pelo número cromossômico diplóide (2n). Nas angiospermas, esta fase é representada pelo esporófito.

Diplonte - Organismo no qual predomina a diplofase. A haplofase está reduzida aos gametas.

Domada - Pequena estrutura que se encontra na face abaxial de muitas folhas, no ângulo formado pela nervura central com as nervuras laterais, e que apresenta forma variada: tufos de pêlos, bolsas em forma de saco etc.

Dorsiventral ou bifacial - Refere-se à folha na qual o parênquima paliçádico aparece em um lado e o esponjoso no outro.

Drusa - Conjunto de cristais incompletos concrescidos em torno de um núcleo comum; em geral, um pequeno cristal. Muito freqüente nas plantas é a drusa de oxalato de cálcio. Numa célula pode ocorrer mais de uma drusa.

Ectodesma - Espaço linear na parede periclinal externa da epiderme, na qual a estrutura fibrilar é mais frouxa e aberta do que qualquer outra região da parede. O mesmo que teicóide.

Eixo hipocótilo-raiz- No embrião, eixo abaixo do cotilédone, ou cotilédones, compreendendo hipocótilo e meristema da raiz ou também a radícula.

Elaiossomo- Excrescência do fruto ou da semente formada por grandes células que acumulam óleo e servem de alimento para as formigas.

Elemento de vaso - Um dos componentes celulares do vaso.

Embrião - A parte da semente que dará a futura planta.

Endarco- Diz-se do xilema, quando o protoxilema está situado interiormente, em conseqüência de desenvolvimento centrífugo.

Endocarpo - Camada interna do pericarpo, correspondendo à epiderme interna ou superior do carpelo (ou folha carpelar).

Endoderme - Camada de células diferenciadas que estabelecem o limite entre o córtex e o cilindro vascular; é pouco nítida nos caules. Nas raízes, é particularmente visível em plantas de pequeno ou nenhum crescimento secundário.

Endosperma - Tecido resultante da fusão de um dos gametas masculinos (n) com a célula média (2n), no interior do ginófito. O endosperma tem função nutricional e é assimilado pelo embrião zigótico que se desenvolve no interior da semente. Corresponde à fase triplóide, a triplofase, do ciclo de vida das angiospermas.

Eofilo - A primeira folha que aparece no nó subseqüente ao nó cotiledonar.

Epicótilo - O primeiro interno (entrenó) acima do ponto de inserção dos cotilédones no caule.

Epiderme - *Tecido* adulto primário, geralmente de uma só camada de células, que reveste órgãos vegetais.

Epiestomática - Folha com estômatos apenas na sua epiderme superior.

Esporângio - Estrutura especializada, formada pelo esporófito, onde se originam os esporos, por meiose. Nas angiospermas, os esporângios são complexos e o número de células

vegetativas (estéreis), que compõem a parede do esporângio, é variável. Ver também androsporângio e ginosporângio.

Esporoderme - Parede celular especializada dos esporos e alguns gametófitos, que forma uma "carapaça" que, entre outras funções, protege contra a dessecação. Contribuiu para a conquista do ambiente terrestre. Nas angiospermas é a parede celular especial que envolve os andrósporos e andrófitos, geralmente estratificada em exina, cujo componente principal é a esporopolenina, e intina, composta por polissacarídeos (celulose e substâncias pécticas).

Esporófito - Planta que caracteriza a fase diplóide, ou diplofase, que produz estruturas reprodutoras, os esporângios, onde se desenvolvem os esporos, por divisão meiótica.

Esporogênese - Produção de esporos por meiose. Ver esporófito.

Estilóide - Cristal colunar alongado e provido de ponta afilada ou chanfrada.

Estômato - Estrutura microscópica existente na epiderme de órgãos aéreos, especialmente de folhas, constituída basicamente de duas células com reforço especial de parede, entre as quais fica uma abertura pela qual se efetuam trocas gasosas entre a planta e o meio.

Estria de Caspary - Estrutura em forma de fita existente nas paredes primárias, contendo lignina e suberina. Típica das células da endoderme, ocorre em paredes anticlinais, radiais e transversais. Apresenta-se como pontoação nos cortes das paredes.

Estrofíolo - Um tipo de arilo.

Estrutura primária (corpo primário da planta) - Parte do corpo da planta que se origina dos meristemas apicais e de seus tecidos meristemáticos derivados. É composta inteiramente de tecido primário.

Eustelo - Tipo mais comum do esteio em caules de dicotiledôneas; deriva do sifonostelo por divisão em fragmentos.

Exarco - Diz-se do xilema quando o protoxilema está situado perifericamente, em conseqüência de desenvolvimento centrípeto.

Exina - Estrato mais externo da esporoderme. É a camada que apresenta ornamentações na forma de espinhos, clavas, verrugas, báculas etc. Devido a sua estrutura táxon-específica, é usada pelos palinologistas e taxonomistas como importante caráter evolutivo e de classificação. E a camada acetólise-resistente, pois resiste ao tratamento químico à base de ácidos, chamado acetólise.

Exocarpo - O mesmo que epicarpo; é a camada externa do pericarpo; corresponde à epiderme externa (ou inferior) do carpelo (ou folha carpelar).

Exoderme - Camada (uni ou multiestratificada) mais externa do córtex de raiz, constituída por células mais ou menos suberificadas, que podem sofrer uma posterior esclerificação. Alguns botânicos limitam este termo para designar uma camada profunda, abaixo do velame (epiderme pluriestratificada), de raízes de epífitas.

Fase nuclear - Etapa do ciclo biológico de um organismo, caracterizada por determinado número cromossômico. As fases são delimitadas pela meiose e pela singamia. A dominância ou não de uma fase nuclear sobre a outra permite classificar os organismos em haplontes, diplontes e haplodiplontes. Ver também haplofase, diplofase e triplofase.

Feixe biconcêntrico - Feixe onde o xilema forma dois anéis concêntricos separados por um anel de floema; é encontrado em algumas espécies de monocotiledôneas.

Feixe vascular anfivasal - Feixe vascular concêntrico, no qual o xilema circunda o floema. *Feixe vascular bicolateral*- Feixe apresentando floema em ambos os lados do xilema.

Feixe vascular colateral - Feixe apresentando floema em um lado e, no outro, apenas xilema.

Feloderme - Tecido formado pelo felogênio, para o interior do órgão, por divisões tangenciais (periclinais) das células que compõem o primeiro.

Felogênio - Tecido gerador de súber e de feloderma; meristema originado da epiderme ou de camadas corticais mais profundas.

Fibra libriforme - Fibra do lenho, possuindo comumente paredes espessas e pontoações simples. Em geral é a célula mais longa do lenho.

Fibrotraqueíde - Fibra semelhante a uma traqueíde de paredes geralmente espessas, com terminações pontiagudas e com pontoações areoladas de aberturas em forma de fenda alongada que ultrapassa (vista frontal) os limites da câmara.

Filódio- Pecíolo achatado e laminar que substitui a lâmina foliar (limbo) em casos em que a lâmina é totalmente suprimida.

Floema incluso - Floema secundário incluído no xilema secundário de certas dicotiledôneas. Substitui o *floema interxilemático.*

Flor - Estrutura de reprodução, gerada pelo esporófito, que compreende a reunião de órgãos férteis (o gineceu e o androceu) e inferíeis (cálice e corola).

Flor androginosporangiada - Ver flor perfeita.

Flor androsporangiada - Ver flor estaminada.

Flor completa - Flor que possui todos os verticilos florais férteis (androceu e gineceu) e inferíeis (cálice e corola).

Flor estaminada - Flor que apresenta somente o androceu como verticilo fértil.

Flor ginosporangiada - Ver flor pistilada.

Flor imperfeita - Flor que apresenta a ausência do androceu ou do gineceu. Quando o gineceu está ausente, a flor é chamada de imperfeita estaminada ou androsporangiada. Se o androceu está ausente, a flor é chamada de imperfeita pistilada ou ginosporangiada.

Flor incompleta - Flor onde pelo menos um dos verticilos florais está ausente.

Flor perfeita - Flor que apresenta gineceu e androceu reunidos em uma única flor. A flor perfeita possui uma condição bispórica quanto à esporidade.

Flor pistilada - Flor imperfeita que apresenta somente o gineceu como verticilo fértil.

Folha composta - Folha cuja lâmina é dividida em vários folíolos distintos. *Folha cotiledonar* - A primeira folha que aparece na planta.

Folha invaginante - Folha incompleta que tem apenas bainha e limbo; mais comum entre as monocotiledôneas (ex.: Cyperaceae e Poaceae).

Folha séssil - Folha que tem apenas limbo.

Folha simples - Folha com lâmina não dividida. Oposto de folha composta.

Fruto agregado - Fruto que se desenvolveu a partir dos vários carpelos livres (gineceu apocárpico) de uma mesma flor.

Fruto esquizocarpo - Fruto oriundo somente do ovário da flor; decompõe-se em mericarpos na maturidade (ex.: mamona - *Ricinus communis* L.).

Fruto múltiplo - Conjunto de ovários maduros produzido por um grupo de flores, como no abacaxi.

Fruto simples- Fruto derivado de um carpelo ou vários carpelos unidos.

Gameta - Célula haplóide diferenciada, com função sexual. Após a fusão com outro gameta, origina o zigoto. Nas angiospermas, os gametas masculinos são dois e apresentam um citoplasma muito reduzido; são originados a partir da célula generativa do gametófito masculino, no interior do grão de pólen ou no tubo polínico. O gameta feminino, nas angiospermas, é a oosfera do saco embrionário (o gametófito feminino).

Gametângio - Estrutura especializada, formada pelo gametófito, onde se originam os gametas, através de mitose. É uma estrutura de reprodução sexuada. O gametângio que produz gametas masculinos é denominado anterídio. Os gametas femininos são originados no arquegônio. Nas briófitas e pteridófitas, os gametângios são complexos e o número de células vegetativas (estéreis) que compõem a sua parede é variável. Nas angiospermas, os gametângios são reduzidos a poucas células e são formados prematuramente (neotenia). O arquegônio é tetracelular, formado pelas sinérgides (homólogas às células do colo), pela oosfera (homóloga à célula do ventre das gimnospermas) e por um dos núcleos polares (homólogo à oosfera das gimnospermas). O anterídio é tricelular. A parede anteridial é unicelular, formada pela célula vegetativa que encerra dois gametas.

Gametófito - Planta que caracteriza a fase haplóide ou haplofase, que produz estruturas reprodutoras, os gametângios, onde se desenvolvem os gametas, originados de divisão mitótica. O gametófito apresenta sexualidade, o que o distingue do esporófito, que é assexuado. Nas angiospermas, o gametófito masculino é o andrófito, e o gametófito feminino, o ginófito.

Gametogênese - Produção de gametas masculinos (androgametogênese) e femininos (ginogametogênese) por mitose. Ver gametófito.

Gema apical - Gema que se encontra na porção terminal do caule; é formada por uma região meristemática, primórdios foliares e gemas axilares em desenvolvimento.

Gema axilar - Gema que aparece na axila de cada folha.

Gema floral - Gema axilar que se desenvolve numa flor ou num grupo de flores.

Gema vegetativa - Gema que se desenvolve em ramos caulinares.

Ginófito - Planta sexuada feminina ou gametófito feminino. O mesmo que megagametófito. Nas angiospermas, o ginófito é o saco embrionário cujo tipo mais comum é formado por sete células – a oosfera, duas sinérgides, a célula média e três antípodas. É o resultado do desenvolvimento do ginósporo.

Ginogametogênese - Ver gametogênese.

Ginosporângio - Esporângio onde se desenvolvem os ginósporos. Nas angiospermas, é o nucelo.

Ginósporo - Célula haplóide resultante da divisão meiótica da célula-mãe de ginósporo, no interior do ginosporângio. Ao germinar, origina o gametófito feminino, o ginófito (saco embrionário).

Ginosporogênese - Ver esporogênese.

Grão de pólen - Ver pólen.

Haplodiplonte - Organismo no qual a haplofase e a diplofase estão bem separadas por fases mais ou menos prolongadas.

Haplofase - Parte do ciclo biológico caracterizado pelo número cromossômico haplóide (n). Nas angiospermas, esta fase é representada pêlos gametófitos masculino e feminino.

Haplonte - Organismo no qual predomina a haplofase. A diplofase é reduzida ao zigoto.

Hemítropo - Óvulo que sofre uma curvatura de 90°, em relação à sua base; a curvatura não afeta o saco embrionário.

Hidrófito - Vegetal adaptado à vida aquática, submerso total ou parcialmente.

Hidropótio - Tricoma encontrado nas superfícies submersas das folhas de mono e dicotiledôneas aquáticas de água doce; os tricomas estão envolvidos no transporte de água e sais, sendo capazes de reter mais os íons minerais que as demais células da epiderme.

Hipocótilo - Parte do eixo (caule) do embrião ou plântula situada entre o ponto de inserção dos cotilédones e o ponto em que tem início a radícula.

Hipoesfomáfica - Diz-se da folha que só tem estômatos na face dorsal (inferior ou abaxial).

Hipófise - Célula subterminal do proembrião ou célula apical do suspensor.

Hipsofilo - Na sucessão foliar, no caule, diz-se da folha superior situada entre o nomofilo (folha propriamente dita) e o antofilo (folha transformada em elementos florais); a bráctea e a bractéola são hipsofilos.

Idioblástico - Pertencente ou relativo ao idioblasto.

Idioblasto - Célula diferente das demais, no meio de um tecido qualquer, por sua forma, dimensão, conteúdo etc.

Intina - Estrato polissacarídico da esporoderme. E o estrato mais interno, e sua estrutura e composição variam nos diferentes *taxa* das angiospermas.

Lacuna foliar - Na região nodal do caule, zona parenquimática do cilindro vascular que se situa no ponto em que um traço foliar se desvia do sistema vascular do caule em direção à folha.

Latícífero - Que produz e contém látex.

Lenho de compressão - Lenho de reação em coníferas. Formado nos lados inferiores dos ramos ou dos caules arrimados ou tortuosos; caracterizado por ter estrutura densa, forte lignificação e outras peculiaridades.

Lenho de reação - Lenho que apresenta características anatômicas mais ou menos diferenciadas; forma-se nas partes do caule e dos ramos apoiados ou tortuosos e aparentemente tendendo a restaurar a posição inicial. *Lenho de compressão* nas coníferas e *lenho de tensão nas* dicotiledôneas.

Lenho de tração - O lenho de reação das dicotiledôneas. Desenvolve-se nas porções superiores de troncos ou galhos inclinados.

Lenho estratificado - Lenho no qual as células axiais e os raios se dispõem em séries horizontais nas superfícies tangenciais. Em certos casos, somente os raios são estratificados ocasionando ondulações visíveis a olho nu.

Madeira - Xilema secundário não ativo. Cerne da árvore.

Medula - Parênquima incolor que ocupa a parte central de caules e raízes de angiospermas, gimnospermas e algumas pteridófitas.

Megafilo - O mesmo que macrofilo; de folhas grandes; oposto de microfilo; folha cujo traço deixa lacunas no cilindro vascular.

Megagametófito - Ver ginófito.

Megasporângio - Ver ginosporângio.

Megásporo - Ver ginósporo.

Meristema - Tecido vivo, não diferenciado ainda, que tem capacidade de se multiplicar por divisão de suas células, formando outros tecidos.

Meristema apical - Grupo de células meristemáticas localizadas no ápice da raiz ou do caule, que, por divisão, produz os precursores dos tecidos primários destes órgãos. Pode ser vegetativo, ou seja, dá origem a órgãos e tecidos vegetativos, ou reprodutivo (em angiospermas, o meristema floral origina órgãos e tecidos florais, incluindo as células reprodutoras).

Meristema de espessamento primário - Meristema derivado do meristema apical e responsável pelo crescimento primário em espessura do eixo caulinar. Pode apresentar-se com zona de revestimento reconhecível e é encontrado, amiúde, em dicotiledôneas.

Meristema de espessamento secundário - Meristema que se origina do parênquima externo aos feixes vasculares (pericíclico) ou que é contínuo ao meristema de espessamento primário. Quando entra em atividade, o meristema de espessamento secundário produz novos feixes vasculares e parênquima, para o centro do órgão, e apenas parênquima para a periferia.

Meristema fundamental - Meristema primário que dá origem aos tecidos fundamentais.

Meristema intercalar - Tecido meristemático derivado do meristema apical e que continua sua atividade meristemática a certa distância do ápice. Pode intercalar-se entre tecidos mais ou menos maduros.

Merístema marginal - Na folha, meristema localizado ao longo da margem de um primórdio foliar que dá origem à lâmina. Pode apresentar iniciais marginais e submarginais diferentes. Relacionado ao *crescimento marginal.*

Mesocarpo - Porção do pericarpo que fica entre o epicarpo *e o* endocarpo; corresponde ao mesofilo carpelar e, em geral, é a parte mais desenvolvida do fruto.

Mesófito - Vegetal adaptado a viver em ambiente com relativa disponibilidade de água, no solo e na atmosfera.

Metafloema - Floema primário que segue ao protofloema no processo de diferenciação.

Metaxilema - Xilema primário que se diferencia depois de formar o protoxilema.

Micorriza - Associação íntima de raízes de uma planta com hifas de determinados fungos.

Microfilo - Planta de folhas pequenas; refere-se também à própria folha pequena, como nas Licopodíneas e Equisetíneas; oposto de macrofilo ou megafilo; folha cujos traços não deixam lacunas no cilindro vascular do eixo caulinar.

Microgametófito - Ver andrófito.

Microsporângio - Ver androsporângio.

Micrósporo - Ver andrósporo.

Monóclina(o) - Flor que possui os dois verticilos florais férteis (androceu e gineceu).

Nódulo radicular— Espessamento causado por hipertrofia das raízes das plantas, particularmente em Fabaceae, no qual se encontra bactéria fixadora de nitrogênio.

Nomofilo- Folha definitiva, especializada na fotossíntese.

Nucelo - Ver ginosporângio.

Ortótropo- Óvulo reto que não apresenta nenhuma curvatura, isto é, aquele em que a micrópila é oposta ao funículo; o mesmo que átropo.

Ostíolo - Nome usado genericamente para designar a abertura de um órgão vegetal; aplica-se, por exemplo, ao caso de abertura dos conceptáculos de certas algas, dos peritécios de alguns fungos e, especialmente, no caso dos estomatos.

Óvulo (ver rudimento seminal) - Estrutura que abriga o ginosporângio (nucelo).

Paracítico - Tipo de estômato em que as células subsidiárias têm seus eixos longos, paralelos aos das células-guarda.

Parênquima apotraqueal difuso - No lenho, parênquima axial apresentando-se sob forma de células isoladas ou feixes distribuídos irregularmente entre as fibras, quando visto em corte transversal.

Parênquima apotraqueal em faixas - No lenho, faixas concêntricas de parênquima axial, quando vistas em cortes transversais, tipicamente independentes dos poros ou vasos.

Parênquima paratraqueal - No lenho, parênquima axial associado a vasos e outros elementos raqueais. Compreende parênquima *vasicêntrico, aliforme* e *confluente.*

Parênquima apotraqueal - No lenho, parênquima axial tipicamente independente dos poros ou vasos, limitante *(inicial ou terminal}* em *faixa e difuso.*

Parênquima paratraqueal aliforme - No lenho, grupo de células parenquimáticas vasicêntricas que apresentam extensões aliformes quando vistas em corte transversal.

Parênquima paratraqueal confluente - No lenho, grupo de células parenquimáticas aliformes que coalescem formando faixas tangenciais ou diagonais irregulares quando vistas em corte transversal.

Parênquima paratraqueal vasicênírico - É o que forma uma bainha completa de parênquima ao redor de um vaso ou um grupo de vasos.

Parênquima paravenal - Em algumas Leguminosae, como *Glycine max,* a endoderme se expande lateralmente formando placas parenquimáticas, que dividem o mesofilo ao meio. As células resultantes da expansão da endoderme costumam ser denominadas parênquima paravenal.

Pericarpo - Parte do fruto (parede) que envolve a semente; provém da parede do ovário; abrange o epi, o meso e o endocarpo.

Periciclo - Porção mais externa do tecido vascular, entre este e a endoderme.

Placa crivada - Parte da parede de um elemento crivado portando uma ou mais áreas crivadas altamente diferenciadas. Típica das angiospermas.

Placa de perfuração - Parte perfurada da parede de um elemento de vaso.

Plasmodesmo - Filamento citoplasmático delgado que, através de poros das paredes celulares, põe em contato os protoplasmas de células contíguas.

Plasmogamia - União dos protoplastos de gametas que não é acompanhada pela união de seus núcleos.

Plastocrono - Intervalo de tempo entre dois eventos sucessivos e repetitivos, como a origem de primórdios foliares, alcance de certos estágios de desenvolvimento de uma folha etc.; variável em comprimento quando medido em unidades de tempo.

Plúmula - Parte do embrião que corresponde à gema apical e que originará a parte aérea da planta.

Pólen - O andrófito ou gametófito masculino das angiospermas. Em palinologia, refere-se à esporoderme, geralmente a exina.

Poliderme- Tecido protetor de raízes de algumas famílias vegetais (por exemplo, rosáceas); é composto de estratos suberificados que se alternam com estratos parenquimatosos, todos oriundos da atividade do felogênio.

Pontoação areolada - Pontoação na qual a parede secundária se arqueia sobre a membrana de pontoação.

Pontoação ornamentada - Pontoação dotada de projeções da parede secundária na câmara da pontoação.

Pontoação simples - Pontoação cuja câmara se torna mais larga, permanece com largura constante ou somente se torna gradativamente mais estreita durante o crescimento em espessura da parede secundária, isto é, em direção ao lume da célula. *Pontoações alternas*- Em elementos traqueais, pontoações em fileiras diagonais.

Pontoações escalaríformes - Em elementos traqueais, pontoações alongadas dispostas paralelamente, de modo a formar padrão semelhante à escada.

Pontoações opostas - Em elementos traqueais; pontoações em pares horizontais ou em fileiras horizontais curtas.

Poro - Qualquer pequena abertura existente na parede celular (como em esporos) ou entre células (em estômatos, por exemplo) ou, ainda, em qualquer órgão (como poro respiratório das Hepáticas).

Procambial - Relativo ao procâmbio.

Procâmbio - Tecido meristemático responsável pela formação de tecidos vasculares (monocotiledôneas) ou de tecidos vasculares e câmbio (dicotiledôneas e gimnospermas). É um dos três meristemas responsáveis pela formação do corpo primário da planta.

Proembrião - Termo comumente utilizado para os primeiros estádios, em que o embrião consta de poucas células; é também usado para cobrir todos os estádios do embrião, enquanto este permanece radialmente simétrico, antes que se inicie a diferenciação dos cotilédones e do eixo embrionário.

Proteína P - Proteína do floema. Substância protéica encontrada nas células do floema das angiospermas, especialmente nos elementos de tubo crivado. Antigamente era chamada (erroneamente) de corpo mucilaginoso ou tampão mucilaginoso.

Protoderme - Tecido meristemático que origina a epiderme.

Protofloema - Primeiros elementos funcionais do floema primário, os quais, após breve período, espessam suas paredes, reduzindo seus lumes; quando não há espessamento, eles se estreitam por compressão.

Protoxilema - Primeiros elementos funcionais do xilema primário com pequeno diâmetro, paredes espessas e lumes reduzidos.

Radícula — Pequena raiz; parte do embrião que dará origem à raiz primária.

Ráfide - Feixe de cristais aciculares (geralmente de oxalato de cálcio) que podem existir em células vegetais.

Raio heterocelular - No tecido vascular secundário, raio constituído por células de mais de um formato; nas dicotiledôneas, por células procumbentes, quadrangulares ou eretas (estas duas últimas classificadas como tipo único); nas coníferas, por células parenquimáticas e traque ides do raio.

Raio homocelular - No tecido vascular secundário, raio formado por células de formato único; nas dicotiledôneas, por células procumbentes, quadrangulares e eretas (estas duas últimas classificadas como tipo único); nas coníferas, apenas por células do parênquima.

Raio multisseriado - No tecido vascular secundário, raio de poucas a muitas células de largura.

Raio unisseriado - No tecido vascular secundário, raio da largura de uma célula.

Região de transição - Região do corpo primário da planta que mostra características intermediárias entre estruturas de raiz e de caule.

Ritídoma - Conjunto de tecidos mortos da casca de caules e raízes, resultante de atividade do felogênio; termo técnico para designar cortiça.

Rudimento seminal - Estrutura que abriga os ginosporângio (nucelo). Ver óvulo.

Saco embrionário - O ginófito ou gametófito feminino das angiospermas.

Semente tégmica - Semente de dicotiledônea que apresenta tégmen característico; a principal camada de tecido mecânico está presente no tégmen.

Semente testal - Semente de dicotiledônea que apresenta testa característica; a principal camada de tecido mecânico está presente na testa.

Sistema pivotante- Sistema radicular, baseado na raiz pivotante, que pode possuir ramificações de várias ordens.

Sistema radial - No tecido vascular secundário, totalidade dos raios, em contraste com o sistema axial. Sin.: *sistema horizontal.*

Súber estratificado - Tecido protetor encontrado nas monocotiledôneas. As células suberizadas ocorrem em fileiras radiais, cada qual constituída de várias células, todas derivadas de uma só.

Tecido de cicatrização - Tecido de células necrosadas, em conseqüência de ferimentos e células subjacentes impregnadas de substâncias protetoras.

Tecido de enchimento - Em lenticelas, tecido frouxo formado pelo felogênio da lenticela, em direção à periferia. Pode ou não ser suberizado. Também denominado *tecido complementar.*

Tecido de transfusão - Nas folhas de gimnospermas, tecido envolvente ou possivelmente associado ao feixe vascular, composto de traqueídes e células parenquimáticas vivas.

Tecido dérmico - Tecido de revestimento das plantas, ou seja, epiderme ou periderme. Também chamado de *sistema de tecido dérmico.*

Tecido fundamental - Um dos tecidos constituintes do sistema tissular fundamental (em inglês, *fundamental tissue* e *ground tissue}*.

Teicóide - Espaço linear na parede periclinal externa da epiderme, na qual a estrutura fibrilar é mais frouxa e aberta do que qualquer outra região da parede. O mesmo que ectodesma.

Torus - Na pontoação areolada, parte central espessada da membrana de pontoação; constitui-se da lamela média e de duas paredes primárias.

Traço foliar - Feixe vascular no caule que se estende entre a sua conexão com uma folha e outra unidade vascular no caule. A folha pode possuir um ou mais traços. Algumas vezes, todo o complexo de traços foliares é denominado traço foliar.

Traqueíde - Elemento lenhoso imperfurado, condutor, com reforços dispostos na parede, de forma a lembrar, às vezes, as traquéias de insetos; nos septos transversais (que podem muitas vezes ser oblíquos) não há perfurações, mas apenas pontoações.

Traqueíde de transfusão - Traque ide situada no tecido de transfusão.

Trícoma - Termo usado genericamente como sinônimo de pêlo.

Triplofase - Parte do ciclo biológico caracterizado pelo número cromossômico triplóide (3n). Nas angiospermas é representada pelo endosperma.

Tubo crivado - Série de elementos crivados (elementos de tubo crivado) dispostos ponta a ponta e interconectados por meio de placas crivadas.

Túnica - No ápice de caules, parte externa meristemática constituída de um ou mais estratos celulares que revestem o corpo.

Vascular - Relativo a tecidos condutores. Pertencente a qualquer tecido vegetal ou região que consiste em tecidos condutores ou que dá origem a estes. Por exemplo, xilema, floema, câmbio vascular.

Velame - Em raízes epígeas, especialmente de orquídeas, epiderme pluriestratificada, com células de paredes espessadas que, ao fim de seu desenvolvimento, se enchem de ar, o que dá às raízes brilho argênteo; o velame funciona como protetor e reservatório d'água.

Xerófito - Vegetal adaptado morfologicamente e, ou, fisiologicamente à vida em ambientes secos; oposto de higrófito.

Xeromorfo - Vegetal que tem estrutura semelhante à dos xerófitos e não sofre deficiência hídrica, como é o caso da vegetação de cerrado.

Anatomia Vegetal oferece a estudantes, pesquisadores, professores e demais interessados no assunto a base para o conhecimento da estrutura interna do vegetal, abordando a organização geral do corpo da planta, os diferentes tipos de células e tecidos e a anatomia de órgãos vegetativos e reprodutivos.

A obra, escrita por autores nacionais de reconhecida competência e ricamente ilustrada, sobretudo, com espécies da flora brasileira, é dividida em quatro seções e 15 capítulos, cujo conteúdo didático é abordado em disciplinas dos cursos de graduação e pós-graduação em Ciências Biológicas, Agrárias e Farmacêuticas e áreas afins.

Este livro em sua segunda edição, revista e atualizada preenche, no Brasil, uma lacuna da literatura botânica, no que se refere às obras didáticas, e diferencia-se das demais publicações sobre Anatomia Vegetal, principalmente por contribuir para o conhecimento anatômico de espécies da nossa flora, tornando-se, assim, indispensável na formação dos novos botânicos.

ISBN: 85-7269-240-1
9 788572 692403